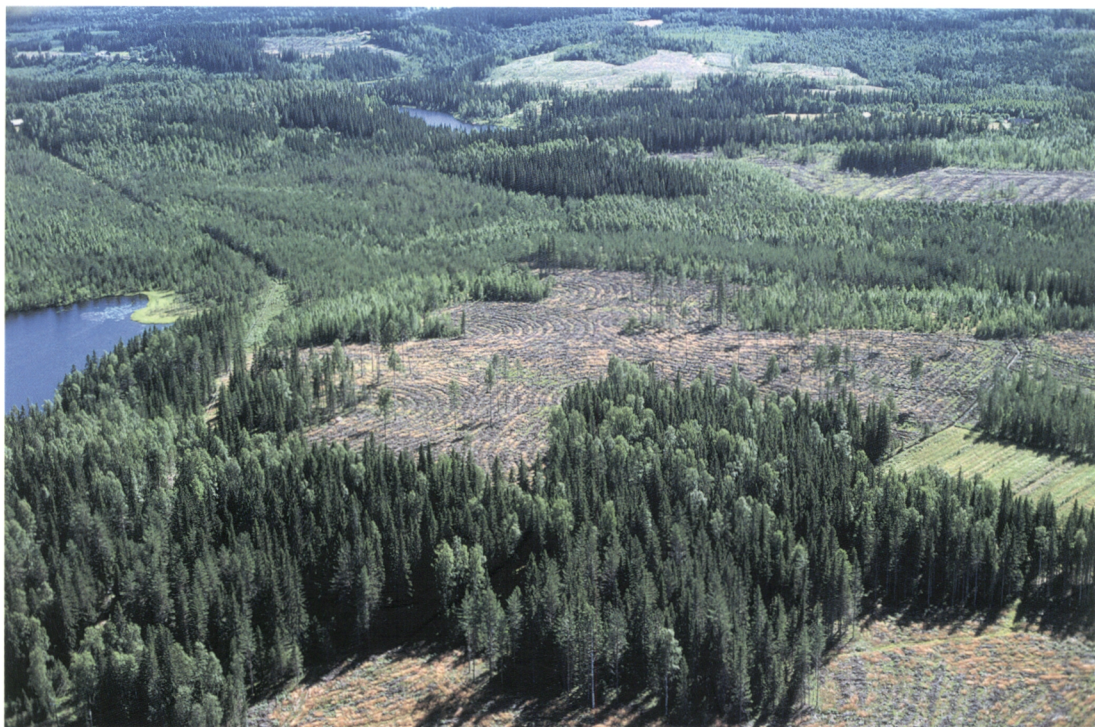


Monimuotoinen metsä



Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman loppuraportti

Juha Siitonen (toim.)

VANTAAN TUTKIMUSKESKUS

25.09.01

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN TIEDONANTOJA 812, 2001

Monimuotoinen metsä

Metsäluonnon monimuotoisuuden
tutkimusohjelman loppuraportti

Juha Siitonen (toim.)

Siitonen, J. (toim.) 2001. Monimuotoinen metsä. Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman loppuraportti. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 812. 226 s. ISBN 951-40-1787-0. ISSN 0358-4283.

Avainsanat: biodiversiteetti, puuston rakenne, läpimittajakaumat, vanhat metsät, lahopuu, monimuotoisuuden seuranta, avainbiotoopit, säästöpuut, metsäkasvillisuus, geneettinen monimuotoisuus, koivu, jalot lehtipuut, molekyylibiologiset menetelmät, sienidiversiteetti, juurikäpää, mikrobidiversiteetti, metsätilan talous, metsäsuunnittelu, virkistyskäyttö

Toimittaja: Juha Siitonen

Toimituskunta: Erkki Annila, Mari Rusanen, Juha Siitonen, Tiina Tonteri

Tutkimusohjelman koordinaattori: Erkki Annila

Julkaisija: Metsäntutkimuslaitos, Vantaan tutkimuskeskus. Hyväksytty 29.6.2001

Kansikuva: Erkki Oksanen/ Metla

Painopaikka ja -vuosi: Gummerus Kirjapaino Oy, Jyväskylä 2001

Tilaukset: Metsäntutkimuslaitos

Kirjoittajien yhteystiedot:

Metla, Vantaan tutkimuskeskus, PL 18, 01301 Vantaa:

Erkki Annila (erkki.annila@metla.fi), *Anna-Maija Hallaksela* (anna-maija.hallaksela@metla.fi), *Jarkko Hantula* (jarkko.hantula@metla.fi), *Paula Horne* (paula.horne@metla.fi), *Harri Hänninen* (harri.hanninen@metla.fi), *Jari Jämsä* (jari.jamsa@metla.fi), *Kari Korhonen* (kari.korhonen@metla.fi), *Timo Kurkela* (timo.kurkela@metla.fi), *Katriina Lipponen* (katriina.lipponen@metla.fi), *Alpo Luomajoki* (alpo.luomajoki@metla.fi), *Michael Müller* (michael.mueller@metla.fi), *Ville Ovaskainen* (ville.ovaskainen@metla.fi), *Laura Paavolainen* (laura.paavolainen@metla.fi), *Antti Reinikainen* (antti.reinikainen@metla.fi), *Mari Rusanen* (mari.rusanen@metla.fi), *Jouni Siipilehto* (jouni.siipilehto@metla.fi), *Juha Siitonen* (juha.siitonen@metla.fi), *Tiina Tonteri* (tiina.tonteri@metla.fi), *Eeva Vainio* (eeva.vainio@metla.fi)

Metla, Punkaharjun tutkimusasema, Finlandiantie 18, 58451 Punkaharju:

Matti Rousi (matti.rousi@metla.fi)

Luonnontieteellinen keskusmuseo, PL 17, 00014 Helsingin yliopisto:

Lauri Kaila (lauri.kaila@helsinki.fi)

Ympäristöministeriö, Alueidenkäytön osasto, PL 380, 00131 Helsinki:

Mikko Kuusinen (mikko.kuusinen@vyh.fi)

Joensuun yliopisto, metsätieteellinen tiedekunta, PL 111, 80101 Joensuu:

Petri Martikainen (petri.martikainen@joensuu.fi)

Ystävyyden puiston tutkimuskeskus, Tönölä, 88900 Kuhmo:

Reijo Penttilä (reijo.penttila@kai.inet.fi)

Suomen ympäristökeskus, PL 140, 00251 Helsinki: *Pekka Punttila* (pekka.punttila@vyh.fi)

Josef Rauh, Hannula PJ 33, 06530 Kerkkoo

Metsäekonomian laitos, PL 27, 00014 Helsingin yliopisto:

Lauri Valsta (lauri.valsta@helsinki.fi)

Copyright: Metsäntutkimuslaitos

Sisällys

Lukijalle <i>Erkki Annila</i>	5
Metsikön rakenteen vaikutukset monimuotoisuuteen	9
1 Puuston läpimittajakaumien erot luonnonmetsien ja varttuneiden talousmetsien välillä. <i>Jouni Siipilehto</i>	11
2 Vanhojen talousmetsien ja luonnonmetsien rakenteen ja lajiston erot Etelä-Suomessa. <i>Juha Siitonen, Lauri Kaila, Mikko Kuusinen, Petri Martikainen, Reijo Penttilä, Pekka Punttila ja Josef Rauh</i>	25
Ikkuna 1: Metsien suojelutilanne Etelä-Suomessa	26
Monimuotoisuuden seuranta	55
3 Lahopuu talousmetsissä valtakunnan metsien 9. inventoinnin tulosten mukaan – vertailu luonnonmetsiin. <i>Tiina Tonteri ja Juha Siitonen</i>	57
4 Avainbiotoopit Etelä-Suomessa: valtakunnan metsien 9. inventoinnin tuloksia. <i>Tiina Tonteri</i>	73
5 Luontokohteet ja säästöpuusto talousmetsien hakkuissa – seurantatulokset vuosilta 1996–99. <i>Harri Hänninen</i>	81
Ikkuna 2: Luontokohteiden luokittelu talousmetsissä	85
6 Muuttuva metsä- ja suokasvillisuus. <i>Antti Reinikainen</i>	97
Ikkuna 3: Valtakunnan metsien inventoinnin kasvillisuustutkimuksen menetelmät	103
Geneettinen monimuotoisuus	135
7 Jalojen lehtipuiden pienten ja pirstoutuneiden populaatioiden geneettinen monimuotoisuus Suomessa. <i>Mari Rusanen</i>	137
Ikkuna 4: Evoluutiiviset prosessit	138
8 Koivujen risteytyvyyden edellytykset. <i>Alpo Luomajoki</i>	147
9 Koivun geneettinen diversiteetti ja herbivoria. <i>Matti Rousi</i>	155
10 Koivun lehdissä ja oksissa elävien sienten monimuotoisuus. <i>Jarkko Hantula, Laura Paavolainen, Anna-Maija Hallaksela ja Timo Kurkela</i>	161
Ikkuna 5: Geenimerkit	163
11 Juurikäävän torjunnan vaikutukset harmaaorvakan perinnölliseen monimuotoisuuteen sekä havupuun kantojen lahottajasienilajistoon. <i>Eeva Vainio, Kari Korhonen, Katriina Lipponen ja Jarkko Hantula</i>	167

12	Mikrobiston merkitys ja monimuotoisuus pohjoisissa havumetsissä. <i>Michael Müller</i>	173
	Ikkuna 6: Onko maaperän eliödiversiteetti ylenpalttista?	183
	Monimuotoisuus ja talous	209
13	Arvokkaiden luontokohteiden huomioon ottamisen vaikutukset metsätilan talouteen. <i>Jari Jämsä ja Lauri Valsta</i>	211
14	Luonnon monimuotoisuuden suojele virkistysalueilla kävijöiden näkökulmasta. <i>Paula Horne ja Ville Ovaskainen</i>	223

Lukijalle

Erkki Annila

Monimuotoisuustutkimus

Suomalaisella metsäntutkimuksella on alusta alkaen ollut kiinteä suhde biologiin tieteisiin, varsinkin kasvitieteeseen. A.K. Cajander luokitteli metsät pinta-kasvillisuuden mukaan. Valtakunnan metsien kolmannessa inventoinnissa 1950-luvulla kerättiin Viljo Kujalan johdolla laaja aineisto metsäkasvien esiintymisestä ja runsaudesta eri puolilla maata. Soiden ojitusten seurauksena aloitettiin kokeelliset tutkimukset suokasvillisuuden muuttumisesta. Uunio Saalaan tutkimukset, havainnot ja kokoelmat 1900-luvun alkupuolella loivat perustan tietämykselle metsien eläimistä, erityisesti hyönteisistä.

Määrätietoinen tutkimus metsälajistosta ja siihen vaikuttavista tekijöistä alkoi 1980-luvun lopulla, sen jälkeen kun oli julkaistu ensimmäinen selvitys uhanalaisista lajeista. Monimuotoisuustutkimus tuli osaksi metsäntutkimusta. Pääteemana tutkimuksissa on ollut selvittää, miten metsätalous vaikuttaa kasvien, sienten ja eläinten lajimääriin ja lajien runsaussuhteisiin. Monimuotoisuuden säilyttäminen metsissä tuli 1990-luvulla niin keskeiseksi teemaksi, että Metsäntutkimuslaitos perusti vuonna 1995 viisivuotisen tutkimusohjelman monimuotoisuustutkimuksia varten. Ohjelman päätaavoitteena oli tutkia, miten puuntuotannon kohottamiseen pyrkinyt metsien hoito oli vaikuttanut metsien rakenteeseen ja toimintaan ja sitä kautta metsälajistoon.

Monimuotoisuuden säilyttämisessä

keskeisenä tavoitteena on luontaisen lajiston säilyttäminen. Olennaista tutkimuksissa on tehdä vertailuja luonnonmetsien ja talousmetsien välillä. Suojelualueille, joissa metsät ovat enemmän tai vähemmän luonnontilaisia, on perustettu eri puolille maata useita satoja seurantakokeita. Tarkoituksena on saada vertailuaineistoa puuston rakenteesta ja siinä tapahtuvista muutoksista kuollut puusto mukaan lukien. Uhanalaisten lajien kannalta suurin ero luonnontilaisen metsän ja talousmetsän välillä on lahoppuun määrässä. Merkittävä panos tutkimusohjelmassa onkin kohdistettu kuolleen puun määrään ja siinä elävien lajien, erityisesti hyönteisten ja lahottajasienien, lajimäärän ja lajikoostumuksen tutkimiseen.

Merkittävä ero luonnonmetsien ja talousmetsien välille on syntynyt myös metsäpalojen voimakkaasta vähenemisestä. Tutkimuksissa on selvitetty tulen vaikutusta taimettumiseen, aluskasvillisuuden sukkessioon ja sienilajistoon. Eteläsuomalaisissa kuusikoissa on tutkittu erilaisten metsänuudistamismenetelmien, varsinkin säästöpuiden määrän ja sijoittumisen vaikutusta aluskasvillisuuteen ja selkärangattomien eläinten määrään ja laatuun sekä metsäpuiden taimien syntymiseen. Tavallisista metsämaista poikkeavien kasvupaikkojen elin- ja avainbiotooppien monimuotoisuutta ja metsien käsittelyn vaikutusta niihin on toistaiseksi tutkittu melko vähän.

Lajien jakautumista erillisiksi osapopulaatioiksi pidetään eräänä merkittävänä uhkana lajien vähittäiselle katoamiselle. Jalot lehtipuut, joiden metsiköt sijaitsevat Suomessa usein kaukana toisistaan, tarjoavat hyvät mahdollisuudet tut-

kia metsiköiden välistä geneettistä erilaistumista. Tutkimuksia on tehty vaah-teralla, jalavalla ja tammella.

Koska monimuotoisuuden huomioon ottaminen edellyttää muutosta metsien käsittelyssä ja saattaa vähentää puustosta saatavia tuloja, selvitettiin ohjelmassa myös monimuotoisuuden arvottamista ja metsänomistajien halukkuutta tehdä monimuotoisuutta suosivia muutoksia metsien hoidossa ja hakkuissa. Valtakunnan metsien yhdeksännessä inventoinnissa otettiin käyttöön monimuotoisuutta kuvaavia indikaattoreita, joilla seurataan muun muassa metsälaissa mainittujen erityisen tärkeiden elinympäristöjen ja muiden arvokkaiden luontokohteiden säilymistä sekä säästöpuiden ja lahoppuun määriä.

Tällä hetkellä käytössä olevan tiedon perusteella metsien monimuotoisuuteen eniten vaikuttavat tekijät tunnetaan melko hyvin. Suhteellisen tarkka käsitys on myös siitä, millaisissa paikoissa uhanalaiset lajit elävät. Sen sijaan monen lajin osalta ei ole tietoa siitä, mitkä tekijät lajin välittömässä elinympäristössä sekä laajemmassa metsämaisemassa ovat ratkaisevia lajin säilymisen kannalta. Tällaisen tiedon hankkiminen on olennaista, kun pyritään arvioimaan ja tarkentamaan monimuotoisuuden huomioon ottavia metsänkäsittelyohjeita. Eniten uhanalaisia lajeja elää erilaisissa avainbiotoopeissa ja lahokuissa. Tietoa tarvitaan siitä, mitkä elinpaikan ominaisuudet ovat tärkeitä kullekin lajille, ja miten puuston käsittely itse kohteessa tai sen ympäristössä vaikuttaa näiden ominaisuuksien säilymiseen. Useimpien vanhojen metsien lajien elinympäristövaatimuksista tiedetään vain se, että lajeja tavataan pääasiassa vanhoissa metsissä. Tärkeätä on saada selville, mitkä vanhan metsän ominaisuudet ovat kullekin lajille elintärkeitä. Vain tämä tiedon perusteella

voidaan näitä ominaisuuksia yrittää ylläpitää myös talousmetsissä. Näyttää siltä, että tutkimuksessa voidaan edetä tästä eteenpäin vain pienin askelin, tutkimalla yksittäisiä uhanalaisia lajeja ja niiden elinympäristöjä.

Käytännön metsänhoito

Samanaikaisesti kun aloitettiin monimuotoisuutta selvittelevät tutkimukset, otettiin metsien hoidossa ja käsittelyssä käyttöön monimuotoisuutta säilyttäviä menettelytapoja. Tutkimustulosten vähäisyyden vuoksi metsien hoito-ohjeita ja suosituksia uudistettaessa tietopohjana käytettiin pääasiassa uhanalaisia lajeja selvitelleen komitean mietinnössä esiin tulleita seikkoja. Myös metsien sertifiointin kriteerien ja indikaattoreiden valmistelutyö aloitettiin samaan aikaan. Sertifiointissa monimuotoisuuden ylläpitäminen ja sen tarkoituksenmukainen edistäminen on keskeisellä sijalla. Nykyään käytössä olevista 37:stä kriteeristä 26 tähtää enemmän tai vähemmän metsien monimuotoisuuden säilyttämiseen. Vuoden 2000 loppuun mennessä käytännössä kaikki Suomen metsät on sertifioitu. Metsien monimuotoisuuden turvaaminen oli eräs keskeinen syy myös metsälain uudistamiseen. Vuoden 1997 alusta voimaan tulleen lain kolmannessa luvussa säädetään metsäluonnon monimuotoisuuden turvaamisesta.

Tärkein metsien käsittelyssä tapahtunut, monimuotoisuutta ylläpitävä muutos on metsälain tarkoittamien erityisen tärkeiden elinympäristöjen hoitaminen ja käyttäminen niin, että niiden ominaispiirteet säilyvät. Käytännössä tämä on merkinnyt näiden kohteiden jättämistä luonnontilaan. Erityisen tärkeiksi elinympäristöiksi luetaan seuraavat kasvu-

paikat: lähteiden, purojen, norojen ja pienten lampien lähiympäristöt; ruoho-, heinä- saniais- ja lehtokorvet ja Lapin läänin eteläpuoliset letot; rehevät lehtolaikut; pienet kangasmetsäsaarekkeet ojittamattomilla soilla; rotkot ja kurut; jyrkänteet ja niiden alusmetsät sekä hiettikot, kalliot, kivikot, louhikot, vähäpuustoiset suot ja rantaluhdat. Lisäksi 1997 voimaan tulleen uuden luonnonsuojelulain perusteella suojellaan puustoisista kohteista seuraavat: jaloista lehtipuista luontaisesti syntyneet metsiköt, pähkinäpensaslehdot sekä tervaleppäkorvet.

Metsätalouden kehittämiskeskus Tapion laatimien suositusten mukaan metsien käsittelyssä tulee säästää myös avainbiotoopit, jotka eivät aivan täytä metsälain tai luonnonsuojelulain vaatimuksia, mutta ovat kuitenkin monimuotoisuuden kannalta tavanomaisia talousmetsiä selvästi arvokkaampia elinympäristöjä. Tällaisia ympäristöjä ovat muun muassa vanhat, luonnonsuojelullisesti arvokkaat havu-, seka- ja lehtimetsiköt, harjujen paisterinteet, supat, ruohoiset suot, hakamaat ja metsäniityt. Sertifiointikriteereissä edellytetään, että metsäsuunnitelmiin merkitään arvokkaiden elinympäristöjen lisäksi myös erityisesti suojeltavien ja uhanalaisten lajien tunnetut elinpaikat.

Metsälajiston suojelussa arvokkailla elinympäristöillä on suuri merkitys, sillä niissä elää yli puolet metsätalouden vuoksi uhanalaisiksi luokitelluista lajeista. Muukin lajisto on niissä monipuolisempaa kuin tavallisilla metsämailla. Eniten uhanalaisia lajeja on erityyppisissä lehdoissa. Oman lukunsa muodostavat Lounais-Suomen ja Ahvenanmaan jalojen lehtipuiden metsiköt, joissa tavaetaan Suomessa harvinaisia, päälevinneysydyeltään eteläisiä lajeja. Turvemaista arvokkaimpia elinympäristöjä ovat letot

ja rehevät korvet. Monet lajit voivat esiintyä useissa elinympäristöissä. Samoja lajeja elää esimerkiksi kosteissa lehdoissa, rehevissä korvissa, puronotkoissa ja lähteiden ympärillä. Eri kasvu- paikat voivat näin ollen ainakin osittain korvata toisiaan.

Elinympäristöjen suojelemisella pyritään säilyttämään paikan ominaispiirteet ja tarjoamaan näin mahdollisuus lajien esiintymiselle, vaikka paikalla ei uhanalaisia lajeja olisikaan tavattu. Tämän lisäksi sertifikaatin saamisen edellytys on, että kaikki uhanalaisten lajien tunnetut ja tiedossa olevat elinpaikat turvataan.

Lahopuun lisääminen on toinen tärkeä tavoite talousmetsien monimuotoisuuden ylläpidossa. Tämä on perusteltua, sillä noin kolmannes metsätalouden takia uhanalaisiksi luokitelluista lajeista on tavalla tai toisella riippuvaista lahoppuusta. Muutos metsien käsittelyssä näkyy selkeimmin päätehakkuualoilla, joille jätetään kuollut puusto. Lahoppuuta tulisi olla myös kasvatusvaiheen metsissä, sillä osa lahoppulajeista tarvitsee sulkeutuneen metsän pienilmastoa. Valtakunnan metsien inventoinnin mukaan lahoppuuta on talousmetsissä keskimäärin vain muutamia kuutiometrejä hehtaarilla. Mitään määrällisiä tavoitteita lahoppuun tilavuudelle ei toistaiseksi ole asetettu. Uusien tutkimustulosten mukaan lahoppuun ja sitä tarvitsevien lajien lajimäärän välillä on logaritminen riippuvuussuhde siten, että lajimäärä kasvaa nopeasti lahoppuun määrän lisääntyessä noin 20 kuutiometriin hehtaarilla ja sen jälkeen hitaammin.

Kolmas merkittävä metsien käsittelyssä tapahtunut muutos on säästöpuiden jättäminen uudistushakkuissa. Säästöpuiksi jätetään järeimmät tai monimuotoisuuden kannalta muuten tärkeät puuyksilöt. Osa uhanalaisista lajeista elää

vanhojen, puuntuotannollisesti yli-ikäisten puiden rungoilla, oksilla tai niiden lahoissa sisäosissa. Koska metsä uudistetaan valtapuuston ollessa 80–100 vuotiasta, Pohjois-Suomessa 100–150 vuotiasta, tavanomaisessa uudistuskypsässä metsikössä ei hakkuuhetkellä juurikaan ole puita, joilla eläisi vanhoihin puihin erikoistuneita lajeja. Tietoa säästöpuiden sopivuudesta vanhojen puiden lajeille saadaan vasta niiden ikääntyessä riittävästi. Erityisen arvokkaita säästöpuiksi ovat jalot lehtipuut sekä järeät haavat ja raidat. Eräitä uhanalaisia lajeja on tutkimuksissa todettu esiintyneen niillä pian uudistushakkuun jälkeen. Vuoteen 2002 voimassa olevien sertifiointikriteerien mukaan säästöpuita on jätettävä vähintään viisi runkoa hehtaarille.

Uudistusalojen kulottamisella pyritään osittain ylläpitämään sitä monimuotoisuutta, joka on liittynyt metsäpaloihin. Monimuotoisuuden kannalta suurin merkitys metsäpaloilla on luonnonmetsissä ollut sukkession ylläpidossa. Metsien eri kehitysvaiheiden vuorottelu toteutuu nykyään uudistushakkuiden kautta. Kulotuksella pyritäänkin lähinnä tarjoamaan elinpaikkoja lajeille, jotka tarvitsevat tulen vioittamia tai tappamia puita tai jotka voivat lisääntyä vain kulan polttamassa maassa. Määrällisiä tavoiteita kulotukselle on annettu sertifiointikriteereissä, joissa kulotuksen määrän tulee vähintään kaksinkertaistua vii-

sivuotiskaudella 1998–2002 verrattuna edelliseen viisivuotiskauteen.

Seuranta

Vaikka monimuotoisuuden säilyttämiseksi tarkoitettuja säädöksiä, sopimuksia ja suosituksia sovelletaan jo yleisesti metsien käsittelyssä, tarvitaan seurantaa, jotta muutosten määrä ja suuruus voidaan todeta. Valtakunnan metsien 9. inventoinnissa saadaan monimuotoisuusmuuttujien lähtötaso, johon seuraavien inventointien tuloksia voidaan verrata. Inventointien väli on noin 7–8 vuotta, joka on riittävän pitkä aika mahdollisten muutosten toteamiseen. Kestää kuitenkin useita kymmeniä vuosia, ennenkuin muutosten vaikutuksia voidaan laajemmin arvioida. Esimerkiksi uusien metsänkäsittelytapojen seurauksena lahopuun määrässä mahdollisesti tapahtuneista muutoksista on toistaiseksi verraten vähän tietoa. Vasta valtakunnan metsien 10. inventointi tuottaa laajemmin vertailukelpoista aineistoa.

Valtion metsissä on vuodesta 1994 ja yksityismetsissä vuodesta 1995 ollut käytössä luontolaadun seurantajärjestelmä, jossa kootaan tietoa siitä, miten monimuotoisuus on otettu huomioon metsien käsittelyssä. Myös metsien sertifiointiin kuuluu tarkastuksia, joissa selvitetään, kuinka hyvin eri kriteerit ovat toteutuneet metsien käsittelyssä.



Kuva: E. Oksanen

Metsikön rakenteen vaikutukset monimuotoisuuteen

I Puuston läpimittajakaumien erot luonnonmetsien ja varttuneiden talousmetsien välillä

Jouni Siipilehto

Johdanto

Maa- ja metsätalousministeriö sekä ympäristöministeriö vahvistivat vuonna 1994 metsätalouden ympäristöohjelman kestävänsä metsätalouden strategiaksi. Eri organisaatiot, kuten MTK (Luonnon monimuotoisuus ... 1995), Metsähallitus (Korhonen ja Savonmäki 1997) sekä Tapio (Luonnonläheinen metsänhoito ... 1994) tarkistivat laatimiaan metsänhoitosuosituksia ja -ohjeita vastaamaan ympäristöohjelman periaatteita. Uusissa metsien käsittelysuosituksissa on entistä enemmän pyritty jäljittelemään luonnontilaisten metsien kehitystä. Metsien rakenteen kannalta merkittävää on lehtipuusekoituksen suosiminen metsikön eri kehitysvaiheissa sekä säästöpuiden ja säästöpuuryhmien jättäminen uudistusaloille.

Luonnontilaisen metsän rakenteen on oletettu olevan talousmetsän rakennetta monimuotoisempaa useammalla tavalla, esim. puulajikoostumuksen olevan monipuolisempi ja puuston kokoluokkavaihtelun suurempi. Siitosen ym. (2000) tutkimuksessa ei elävän puuston läpimittaluokittainen puulajikoostumus eronnut merkitsevästi luonnontilaisten ja vanhojen talousmetsien välillä. Varmaa on, että lahopuun määrä on luonnontilaisissa metsissä huomattavasti suurempi kuin talousmetsissä (esim. Siitonen 1998, Siitonen ym. 2000, Uotila ym. 2001).

Luonnontilaisessa metsässä järeimpien mäntyjen ja lehtipuiden yleisyys oli selkein ero uudistuskypsiin ja yli-ikäisiin talousmetsiin verrattuna (Siitonen ym. 2000). Luonnontilaisten metsien valtapuusto oli aineistossa kuitenkin talousmetsien valtapuustoa vanhempaa. Kun Uotilan ym. (2001) tutkimuksessa luonnontilaisille metsille haettiin kehitysvaiheeltaan mahdollisimman vertailukelpoisia käsiteltyjä talousmetsiä, saatiin edelleen saman suuntaisia tuloksia. Puuston ikävaihtelu ja sen mukanaan tuoma läpimittavaihtelu olivat suurempia luonnontilaisissa metsissä kuin vastaavan sukessiovaiheen talousmetsissä. Toisaalta puuston monimuotoisuus mitattuna puulajien määränä tai lehtipuuosuutena vaihteli puuston kehitysvaiheen ja kasvupaikan viljavuuden mukaan, mutta ei puuston luonnontilaisuuden mukaan.

Tietyn metsikön elävän puuston rakennetta kuvataan usein läpimittajakaumalla, joka kuvaa kuhunkin läpimittaluokkaan kuuluvien puiden kappalemäärää (runkolukujakauma) tai pohjapinta-alaa hehtaarilla. Metsätalouden suunnittelussa tietoa läpimittajakaumasta käytetään sekä metsikön puuston tilavuuden laskennassa että ennustettaessa puuston kehitystä puukohtaisilla kasvumalleilla. Läpimittajakauman muoto on yleensä pyritty kuvaamaan teoreettisella jakaumalla, joka tasoittaa empiirisen jakauksen satunnaisvaihtelun ja hakee jakaumalle yleisesti pätevän muodon. Ennustettaessa puuston läpimittajakauman rakennetta, esitetään teoreettisen jakauman

parametrien (esim. sijainti ja muoto) ja metsiköstä mitattavien puustotunnusten (esim. ikä, pohjapinta-ala ja mediaaniläpimitta) välinen riippuvuus regressiomallin muodossa (ks. Päivinen 1980). Mikäli jakauma on hyvin vino, kuten esim. käännteistä J-käyrää muistuttavat suopuustojen jakaumat, voivat pohjapinta-alan läpimittajakauman parametrit olla paremmin ennustettavissa kuin runkolukujakaumien parametrit (Hökkä ym. 1991). Koska pohjapinta-alan läpimittajakaumassa painottuvat suuret puut, siirtyy jakauman huippu oikealle verrattuna saman puuston runkolukujakaumaan.

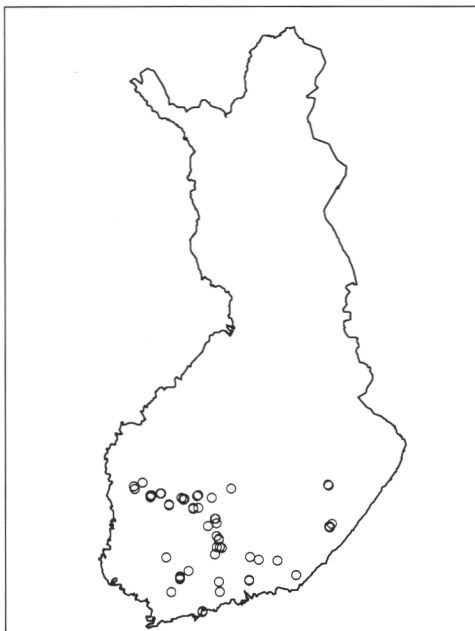
Läpimittajakaumien avulla voidaan myös tehdä vertailuja luonnonmetsän ja talousmetsän elävän puuston rakenteesta. Yksinkertaisin tapa olisi esittää kuvia mitatuista läpimittajakaumista, mutta pelkästään subjektiivisen vertailun avulla mahdollisista eroista on vaikea sanoa mitään yleistävää. Kun läpimittajakaumat kuvataan teoreettisten, mittausaineistoon sovitettujen jakaumien avulla, voidaan jakaumien eroja tulkita objektiivisesti. Kun teoreettiselle jakaumalle laaditaan ennustemallit, voidaan metsiköiden rakenteellinen ero nähdä suoraan syöttämällä ennustemalleihin samat sellittävät puustotunnukset sekä luonnonmetsää että talousmetsää kuvaamaan.

Tämän tutkimuksen tarkoituksena oli (1) mallittaa luonnonmetsien elävän puuston rakennetta ja (2) vertailla luonnonmetsien ja talousmetsien puuston rakennetta läpimittajakaumiin perustuvien mallien avulla.

Aineistot ja menetelmät

Metsikkökoealat

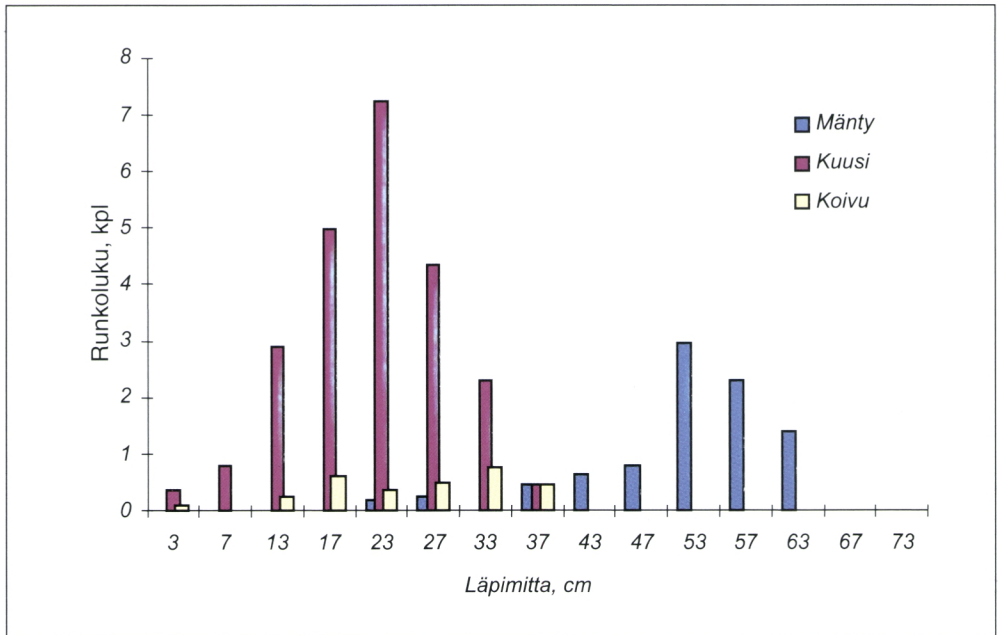
Talousmetsien puulajeittaisten läpimittajakaumien ennustemallit (Siipilehto



Kuva 1. Luonnonmetsien mallitusaineiston sijainti Etelä-Suomessa.

1999) on laadittu luontaisesti syntyneiden, varttuneiden, keskipituudeltaan kymmenen metriä ylittäneiden mäntykoivusekametsien (Mielikäinen 1980) ja kuusi-koivusekametsien (Mielikäinen 1985) aineistoista, jotka on mitattu Etelä-Suomesta. Mänty-kuusisekametsien mallitusaineisto sisälsi 91 metsikköä ja kuusi-koivusekametsien aineisto 60 metsikköä. Edellisessä aineistossa kasvupaikka vaihteli lehtomaisesta kankaasta kuivahkoon kankaaseen ja jälkimmäisessä lehtomaisesta kankaasta tuoreeseen kankaaseen. Mallit testattiin koko Suomen kattaneella kivennäismaiden pysyvien koealojen aineistolla. Testauksen perusteella talousmetsien läpimittajakauman ennustemalleja voitiin pitää varsin luotettavina (Siipilehto 1999).

Luonnonmetsien tutkimusaineistona käytettiin tässä tutkimuksessa Etelä-Suomesta mitattua luonnonmetsien pysyvää seurantakoeala-aineistoa (Isomäki ym. 1998). Aineisto vastasi



Kuva 2. Esimerkki luonnonmetsän puulajeittaisista, männyn, kuusen ja koivun läpimittajakaumista Seitsemisen kansallispuistosta.

maantieteellisesti talousmetsien aineistoja (kuva 1). Luonnontilaisilla metsillä tarkoitettiin aineistossa metsiköitä, joissa ei ollut merkkejä ihmisen aiheuttamista muutoksista puustossa tai maaperässä. Rajauksesta jouduttiin aineistoa kerätessä joustamaan, koska täysin ihmisen vaikutuksilta välttyneitä metsiä oli Etelä-Suomesta vaikea löytää (Isomäki ym. 1998). Jäljempänä luonnontilaisesta metsästä käytetään yksinkertaisuuden vuoksi nimitystä luonnonmetsä. Kasvupaikka vaihteli lehdoista (OMaT) karukokankaaseen (CIT) äärimmäisten kasvupaikkatyyppien ollessa kuitenkin harvinaisia. Pääpuulaji oli mänty 30, kuusi 60 ja koivu 12 %:ssa aineistoa. Muiden puulajien jakaumia ei niiden vähäisyyden vuoksi mallitettu.

Alkuperäinen luonnonmetsien metsikkökoee koostui keskuskoealasta ja neljästä pienemmästä apukoealasta (Isomäki ym. 1998). Keskuskoealojen pinta-ala vaihteli yli 5 cm:n läpimittaisen puuston

tiheyden mukaan välillä 0,09–0,25 ha. Apukoealojen yhteenlaskettu pinta-ala vastasi 80 % keskuskoealasta. Tässä tutkimuksessa läpimittajakaumat muodostettiin sekä keskuskoealalta että yhdistämällä apukoealat eli kahdelta metsikkökoelalta kustakin metsiköstä. Koska puulajeilla on omat luontaiset ominaisuutensa, usean puulajin muodostaman sekametsikön rakenne kuvattiin puulajeittaisilla jakaumilla. Puulajien erilaiset edellytykset uudistumiselle, erilainen kasvurytmi ja varjonsieto sekä lisäksi erilainen häiriöiden sietokyky johtavat puulajeittain erilaisiin läpimittajakaumiin (Laiho ym. 1994). Kuvan 2 esimerkistä voidaan hyvin nähdä puulajeittaisten jakaumien erilaisuus luonnonmetsän metsikkökoelalla. Puulajien yhteinen jakauma on samalla selvästi kaksihuippuinen.

Jakaumaparametrien mallitusaineistosta rajattiin pois kaksihuippuiset jakaumat ja kohteet, joissa jakaumapara-

Taulukko 1. Luonnonmetsien keskimääräisiä puustotunnuksia (vaihteluvälineen). G-suhde on määritelty menetelmien kuvauksessa.

	Mänty n = 75	Kuusi n = 115	Koivu n = 57
Mediaaniläpimitta (d_{gM}), cm	27,7 (11,3–56,1)	25,7 (6,8–43,4)	24,8 (7,3–38,1)
Pohjapinta-ala (G), m ² ha ⁻¹	17,8 (3,0–41,8)	23,7 (0,3–45,5)	10,2 (0,8–22,3)
Runkoluku (N), kpl ha ⁻¹	500 (44–1812)	728 (76–2111)	336 (44–1000)
G-suhde	0,857 (0,502–1,084)	0,688 (0,291–1,047)	0,833 (0,529–1,056)
Kokonaispohjapinta-ala (G_{tot}), m ² ha ⁻¹	29,1 (3,4–65,5)	34,7 (15,9–65,5)	31,5 (13,4–54,3)
Kokonaisrunkoluku (N_{tot}), kpl ha ⁻¹	931 (88–1906)	904 (300–2555)	980 (231–2555)
Valta puuston keski-ikä (T), v	115 (40–290)	129 (20–290)	109 (40–290)

metrien ratkaisua ei löytynyt. Alkuperäisistä 394 luonnonmetsien puulajeittaisista jakaumista jäi mallitusaineistoon yksi-huippuisia jakaumia männylle 75, kuuselle 115 ja koivulle 57 havaintoa. Puulajeittaiset jakaumat perustuivat keskimäärin 58 mäntyyn, 105 kuuseen ja 40 koivuun metsikkökoelalla. Mitattuja puita tuli olla vähintään viisi puulajia ja koelaa kohti teoreettisen jakauman sovitettamiseksi. Aineistoa kuvaavat puustotunnuks (pohjapinta-ala, pohjapinta-alan mediaaniläpimitta, pohjapinta-alan mediaanipituus ja runkoluku) laskettiin puulajeittain (taulukko 1). Metsikön puustoisuutta kuvasi näiden lisäksi kokonaispohjapinta-ala ja kokonaisrunkoluku. Ikä määritettiin pääpuulajin valta puuston keski-ikä. Jatkossa mediaaniläpimitalla (d_{gM}) ja mediaanipituudella (h_{gM}) tarkoitetaan aina pohjapinta-alapainotteisia keskitunnuksia.

Läpimittajakaumien mallitus

Sekä luonnonmetsien että talousmetsien läpimittajakaumat kuvattiin normaalija-

kauman muunnokseen perustuvalla Johnsonin S_B -jakaumalla (Johnson 1949). S_B -jakauma on joustavin tunnetuista parametrisista todennäköisyysjakaumista, ja se pystyy kuvaamaan jakaumien molempien suuntaisten vinouksien lisäksi myös kaksihuippuisuutta (Hafley ja Schreuder 1977). Läpimittaluokittainen pituus saatiin talousmetsien aineistoista laadituilla Näslundin pituus-käyrän ennusteyhtälöillä mediaanipuun läpimitan ja pituuden funktiona (Siipilehto 1999). Tilavuudet laskettiin Laasasenahon (1982) kuutioimis-yhtälöillä läpimitan ja pituuden funktiona.

Jakaumien ennustamiseksi tarvittavia metsikkötason tunnuksia olivat mallitettavan puulajin hehtaarikohtainen pohjapinta-ala (G) ja runkoluku (N) sekä pohjapinta-alan mediaanipuun läpimitta (d_{gM}) ja pituus (h_{gM}). Luonnonmetsikön rakenteen ennustamiseksi tarvittiin lisäksi puuston kokonaispohjapinta-ala (G_{tot}) (ks. taulukko 2). Runkoluku ei sinänsä kuulu tyypillisiin varttuneiden metsien kuvioittaisen arvioinnin tunnuksiin. Sen avulla on kuitenkin mahdollista kuvata perinteisiin malleihin nähden

Taulukko 2. Luonnonmetsien S_B -jakaumaparametrien ennustemallien rakenne ja mallin selityssaste

Puulaji	Malli	Selityssaste r^2 , %
Mänty:	$\lambda = f(d_{gM}, G, G_{tot}, G - suhde)$	46
	$\ln \delta = f(G, G_{tot}, G - suhde)$	69
Kuusi:	$\lambda = f(d_{gM}, G_{tot}, G - suhde)$	32
	$\delta = f(G - suhde)$	76
Koivu:	$\lambda = f(d_{gM}, G, G - suhde)$	47
	$\delta = f(G, G - suhde)$	50

huomattavasti suurempaa vaihtelua jakaumien muodossa (Maltamo ja Kangas 1999, Siipilehto 1999, Kangas ja Maltamo 2000). Puulajeittaisen runkoluvun, pohjapinta-alan ja mediaaniläpimitan avulla määritetään mitatun pohjapinta-alan ja 'laskennallisen' pohjapinta-alan suhde (1). Tässä kirjoituksessa tunnusta kutsutaan G -suhteeksi. Kun runkolukujakauma on suhteellisen suppea ja symmetrinen, saa kyseinen suhdeluku arvokseen noin yksi. Runkolukujakaumat ovat tyypillisesti jossain määrin oikealle vinoja, jolloin suhteen arvo pienenee alle yhden. Samoin käy jakauman laajetessa (Siipilehto 1998, 1999).

$$G - suhde = \frac{G}{g_M N}, \quad (1)$$

jossa G on puulajin pohjapinta-ala ($m^2 ha^{-1}$), N on puulajin runkoluku ($kpl ha^{-1}$), mediaanipuun pohjapinta-ala $g_M = \frac{\pi}{4} d_{gM}^2$ (m^2), kun mediaaniläpimitta d_{gM} ilmaistaan metreinä.

Kuten talousmetsien malleissa, myös luonnonmetsien läpimittajakaumien ennustamiseksi G -suhde oli paras selittäjä

S_B -jakauman parametreille. Keskimääräiset G -suhteen arvot luonnonmetsissä (taulukko 1) olivat käytännöllisesti katsoen samat kuin talousmetsien aineistossa (Siipilehto 1999). Luonnonmetsien mallien keskeneräisen luotettavuustarkastelun vuoksi ei regressiomalleja tässä artikkelissa yksityiskohtaisesti kuvata. Mallien karkea rakenne ja selityssaste on esitetty taulukossa 2. Mallien selityssasteet (32 % – 76 %) olivat jakaumaparametrien kyseessä olleen varsin korkeat. Mallit laadittiin lineaarisina regressioyhtälöinä SAS-ohjelmistolla (SAS User's Guide 1985)

Läpimittajakaumien vertailu

Luonnonmetsän ja talousmetsän puuston vertailu perustui aineistojen keskiarvoistamiseen elävän puuston läpimittajakaumaa ennustavilla malleilla. Siipilehdon (1999) aiemmin laatimia talousmetsien malleja käytettiin yhdessä luonnonmetsien läpimittajakaumaa ennustavien alustavien mallien kanssa. Parametriset jakaumat ennustettiin pohjapinta-alan läpimittajakaumina. Koska molemmissa malleissa sekä puulajeittainen pohjapinta-ala että runkoluku oletettiin tunnetuksi ennustamistilanteessa, voitiin ennustetuista jakaumista tutkia runkoluvun laskennallista harhaa ehdolla, että G ja d_{gM} olivat harhattomia. Jakaumia analysoitiin Mathcad-ohjelmistolla (Mathcad User's Guide 1995), jonka avulla ennustettu pohjapinta-alan läpimittajakauma muunnettiin runkolukujakaumaksi, ennustettiin pituuskäyrä ja laskettiin puuston tilavuus sekä runkoluvun harha mallien luotettavuustunnukseksi. Lisäksi laskettiin läpimittojen vaihteluun perustuva Shannonin diversiteetti-indeksi. Shannonin indeksi lasketaan seuraavasti (Buongiorno ym. 1994):

$$H' = - \sum_{i=1}^k p_i \ln p_i, \quad (2)$$

jossa p_i on havaintojen suhteellinen osuus läpimittaluokassa i sekä k suurin läpimittaluokka. Läpimittaluokan laajuus oli tässä tarkastelussa 1 cm.

Jos kaikki havainnot keskittyvät yhteen läpimittaluokkaan, saa indeksi arvon nolla. Indeksien arvo maksimoituu tasajaumassa, jossa arvoksi saadaan $\ln(k)$.

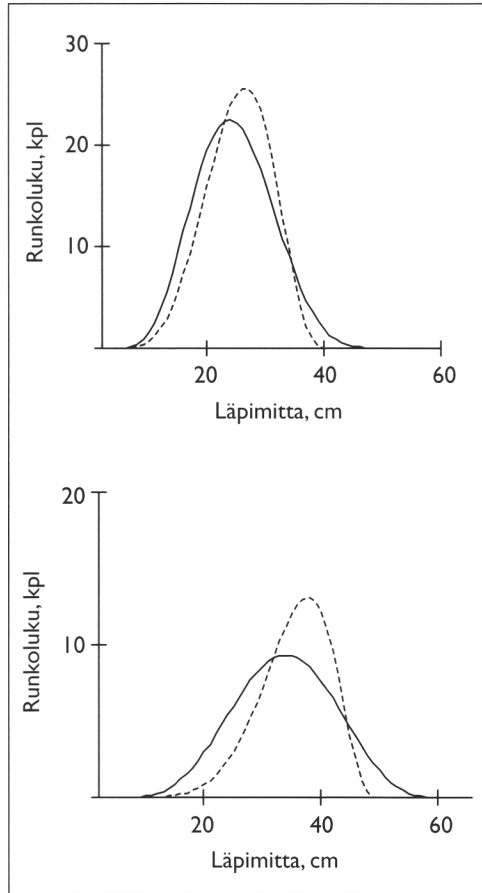
Luonnonmetsän ja talousmetsän läpimittajakaumien vertailut tehtiin (1) luonnonmetsien keskimääräisten puulajeitaisten puustotunnusten avulla luonnonmetsän ja talousmetsän rakennetta ennustaen sekä (2) luonnonmetsien aineistosta poimittujen järeimpien, keskiläpimitaltaan suurimpien puustojen tunnuksilla vastaavia rakenteita ennustaen. Ennustetut pohjapinta-alan läpimittajakaumat muunnettiin runkolukujakaumiksi vertailujen helpottamiseksi.

Tulokset

Puuston rakenne

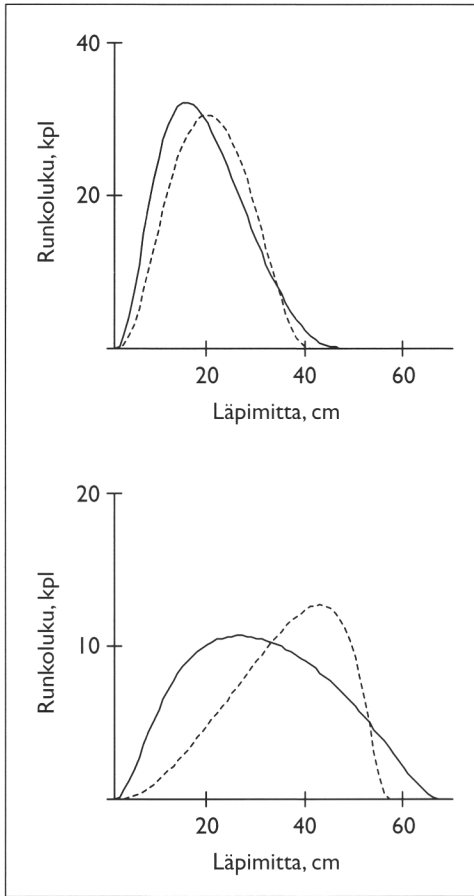
Mänty

Luonnonmetsän runkolukujakauma ei juurikaan eronnut vastaavasta talousmetsän runkolukujakaumasta männyn keskiarvotunnuksilla ennustettaessa. Pieniläpimittaisten puiden osuus oli luonnonmetsässä kuitenkin suurempi kuin talousmetsässä (kuva 3). Järeämmässä puustossa ero oli suurempi siten, että luonnonmetsän runkolukujakauma oli huomattavasti laajempi kuin talousmetsän jakauma (kuva 3, taulukko 4). Koska G -suhteen arvot olivat männyllä suhteellisen korkeita, olivat männyn runkolukujakaumat yleisesti melko symmetrisiä ja huipukkaita. Talousmetsien runkoluku-

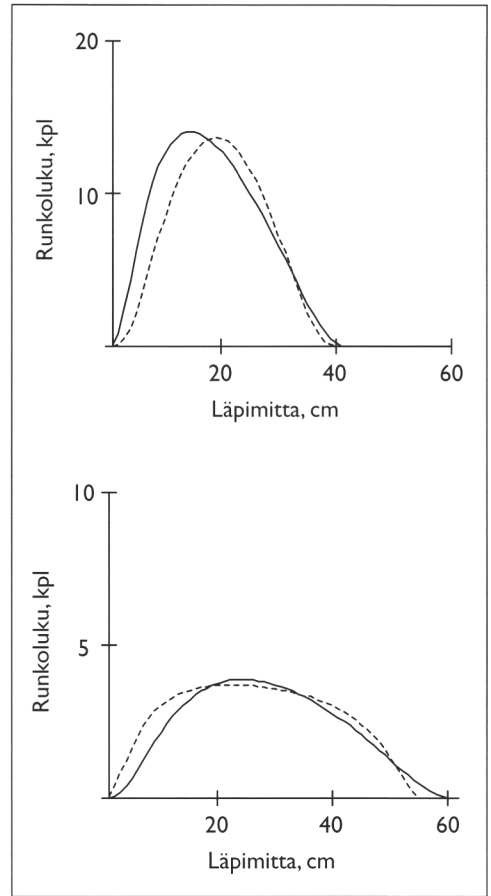


Kuva 3. Ennustetut männyn läpimittajakaumat luonnonmetsässä — ja talousmetsässä (- -). Ylhäällä on luonnonmetsäaineiston keskimääräisten puustotunnusten mukainen metsä (ks. taulukko 1) ja alhaalla aineiston järeintä männikköä edustava metsä (mediaaniläpimitta 56 cm, puulajin pohjapinta-ala 18 m²ha⁻¹, kokonaispohjapinta-ala 46 m²ha⁻¹, G -suhde 0,88, valtapuuston ikä 200 v, MT).

jakaumat olivat suppeampia ja huipukkaampia kuin vastaavat luonnonmetsien jakaumat. Lisäksi talousmetsien rakenteelle oli ominaista runkolukujakaumien vinous vasemmalle (kuva 3). Jakaumista lasketut tilavuudet eivät käytännössä eronneet talousmetsän ja luonnonmetsän välillä. Talousmetsän mallilla runkoluvun harhat olivat alle 7 % ja luonnonmetsän mallilla alle 4 % ko. esimerkeissä.



Kuva 4. Ennustetut kuusen läpimittajakaumat luonnonmetsässä — ja talousmetsässä (- - -). Ylhäällä on luonnonmetsäaineiston keskimääräisten puustotunnusten mukainen metsä (ks. taulukko 1) ja alhaalla aineiston järeintä kuusikkoa edustava metsä (mediaaniläpimitta 43 cm, puulajin pohjapinta-ala $40 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, kokonaispohjapinta-ala $43 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, G-suhde 0,60, valtapuuston ikä 150 v, OMT).



Kuva 5. Ennustetut koivun runkolukujakaumat luonnonmetsässä — ja talousmetsässä (- - -). Ylhäällä on luonnonmetsäaineiston keskimääräisten puustotunnusten mukainen metsä (ks. taulukko 1) ja alhaalla aineiston järeintä koivupuustoa edustava metsä (mediaaniläpimitta 38 cm, puulajin pohjapinta-ala $10 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, kokonaispohjapinta-ala $35 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, G-suhde 0,77, valtapuuston ikä 130 v, OMT).

Kuusi

Kuusella luonnonmetsän runkolukujakauma erosi talousmetsän jakaumasta siten, että pieniläpimittaisen puuston suhteellinen osuus oli suurempi sekä aineiston keskiarvoa että järeää puustoa kuvanneissa jakaumissa (kuva 4). Ero talousmetsän rakenteeseen oli kuitenkin varsin pieni keskiarvotunnuksilla ennustetuissa metsiköissä. Järeämmässä puus-

tossa talousmetsän runkolukujakauma oli huomattavan vino vasemmalle, kun taas luonnonmetsän jakauma oli edelleen lievästi oikealle vino pieniläpimittaisten puiden suuren osuuden vuoksi. Vaikka luonnonmetsässä tavattiin paksumpia kuusia kuin talousmetsässä, oli kuusikon tilavuus 2 % suurempi talousmetsässä kuin vastaavassa luonnonmetsässä. Järeämmän puuston jakaumasta saatiin ta-

lousmetsän tilavuudeksi $528 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$ ja vastaavan luonnonmetsän tilavuudeksi $517 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$, kun kuusen mediaaniläpimita oli 43 cm, mediaanipituus 32 m ja pohjapinta-ala $40 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$. Kuusen malleissa runkoluku yliarvioitui 5–6 % luonnonmetsissä, kun taas talousmetsän runkoluku vastaavasti aliarvioitui 6 % keskimääräisessä ja 26 % järeämmässä puustossa.

Koivu

Sekä luonnonmetsissä että talousmetsissä koivupuuston pääpaino oli pienissä läpimitoissa – runkolukujakaumat olivat oikealle vinoja (kuva 5). Rakenteelliset erot olivat yllättävän pieniä luonnonmetsän ja talousmetsän välillä. Järeämpää koivupuustoa kuvaavissa jakaumissa ennustettu talousmetsän jakauma oli erityisen laakea. Tästä johtuen runkolukujakaumalla ei ollut selkeää huippukohtaa. Ehkäpä hieman yllättäen tässä talousmetsän jakaumassa pieniläpimittaisten koivujen osuus oli hieman suurempi kuin luonnonmetsässä. Molemmissa esimerkeissä koivu edusti sekapuustoa, jota oli noin kolmannes koko puuston pohjapinta-alasta. Koivujakaumien runkoluvuissa havaittiin 6 ja 22 %:n laskennalliset yliarviot talousmetsissä ja 16 %:n yliarviot luonnonmetsässä.

Kaksihuippuiset jakaumat

Kaksihuippuiset jakaumat olivat talousmetsien aineistoissa harvinaisia, mutta luonnonmetsissä niitä tavattiin usein. Kaikkiaan kaksihuippuisia jakaumia tavattiin 20 %:ssa aineistoa. Puulajeittain kaksihuippuisia jakaumia esiintyi männyllä 18 %, kuusella 8 % ja koivulla 48 %. Kaksihuippuisten jakaumien yleisyys oli siten yksi luonnonmetsän rakenteen ominaisuus, jota ei tässä vaiheessa saatu ennustemalleihin mukaan. Teoreettiset jakaumat eivät pysty kuvaamaan kaksihuippuisia jakaumia riittävän tarkasti,

vaikka joustavilla beta- ja S_B -jakaumilla on esitettävissä kaksihuippuisten jakaumien piirteitä (Päivinen 1980 ja Tham 1988).

Kaksihuippuisiin läpimittajakaumiin liittyi tiettyjä puustotunnusten ominaisuuksia. Esim. runkoluku suhteessa puuston pohjapinta-alaan oli suurempi kuin yksihuippuisten jakaumien laadinta-aineistossa. Runkoluvut ($67\text{--}432 \text{ ha}^{-1}$) ja varsinkin pohjapinta-alat ($3,1\text{--}7,6 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$) olivat kaksihuippuisissa jakaumissa vain murto-osa yksihuippuisiin jakaumiin verrattuna. Toisin sanoen kaksihuippuisuutta tavattiin tyypillisimmin jakaumissa, jossa tarkasteltavan puulajin osuus kokonaispuustosta oli pieni. Jakauman kaksihuippuisuus saattoi siten osittain olla pienestä otoskoosta aiheutuva.

Elävän puuston kokojakauman diversiteetti

Ennustettuja ja havaittuja runkolukujakaumia tarkasteltiin puiden kokojakauman diversiteetin kannalta. Pienistä suhteellisista osuuksista kertyy suurempi diversiteetti kuin huipukkaista jakaumista. Shannonin indeksin absoluuttinen arvo on myös riippuvainen käytetystä luokituksesta. Tässä tarkastelussa käytetty 1 cm:n luokitus tuotti siten suurempia indeksin arvoja kuin Buongiornon ym. (1994) tutkimuksessa käytetty 5 cm:n läpimittaluokitus. Kaksihuippuisissa jakaumissa havaintojen puuttuminen osasta läpimittaluokkia tuotti keskimäärin pienemmän diversiteetin verrattuna yksihuippuisiin jakaumiin (taulukko 3).

Koska luonnonmetsissä läpimittojen vaihteluväli oli suurin, oli myöskin Shannonin indeksin arvot suurimmat (taulukko 4). Koivujakaumien samankaltaisuus näkyi myöskin indeksien arvon yhdenmukaisuutena luonnonmetsän

ja talousmetsän välillä. Mielenkiintoinen havainto oli G -suhteen ja Shannonin diversiteetti-indeksin välinen korrelaatio ($r = -0,53$). Tämä oli suurimpia yksittäisiä korrelaatioita diversiteetti-indeksin ja puustotunnusten välillä. Puuston pohjapinta-ala korreloi vielä voimakkaammin diversiteetti-indeksin kanssa ($r = 0,70$). Voidaankin sanoa, että G -suhde kuvaa myös kokojakauman vaihtelua ja on siten käyttökelpoinen tunnus, kun tietyn kehitysvaiheen metsiköitä halutaan verrata keskenään.

Taulukko 3. Keskimääräiset Shannonin diversiteetti-indeksit (vaihteluväleineen) luonnonmetsien yksihiippuisten jakaumien mallitusaineistossa sekä jakaumamallituksesta hylättyjen kaksihiippuisten jakaumien aineistossa.

Puulaji	Mänty	Kuusi	Koivu
Yksihiippuiset jakaumat	2,7 (1,7–3,3)	3,1 (1,7–3,7)	2,6 (1,7–3,2)
Kaksihiippuiset jakaumat	1,9 (1,0–2,6)	2,1 (1,5–2,8)	1,9 (1,2–2,7)

Tulosten tarkastelu

Mallien laadinta-aineistoissa puulajeittaiset jakaumat olivat lähes poikkeuksetta peräisin sekametsistä. Tästä syystä puulajeittaiset pohjapinta-alat olivat melko alhaisia, erityisesti koivulla. Metsikkökoalojen kokonaispohjapintaaloista ja -runkoluvuista päätellen luonnonmetsät olivat tässä aineistossa hyvinkin puustoisia. Suurimmillaan elävän puuston tilavuudeksi luonnonmetsässä saatiin ennustetusta kuusen jakaumasta laskemalla $517 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$, joka oli $13 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$ pienempi kuin kyseiseltä koealalta mitattu tilavuus. Myöskin Linderin ym. (1997) ja Siitosen ym. (2000) aineistossa tavattiin suurimmillaan vastaavia tilavuuksia luonnontilaisista vanhoista kuusikoista. Vertailuksi mainittakoon, että uudistuskypsien metsien keskitilavuus Etelä-Suomessa on $220 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$ (Metsätalostollinen vuosikirja 2000). Todennäköisesti luonnonmetsien puuston suuren tiheyden vuoksi kokonaispohjapinta-ala oli läpimittajakaumaa ennustettaessa tärkeä selittävä tunnus toisin kuin talousmetsissä, joissa mallitettavan puulajin osuus kokonaispohjapinta-alasta oli kokonaispohjapinta-alaa merkittävämpi selittäjä.

Taulukko 4. Talousmetsän ja luonnontilaisen metsän mallilla ennustetuista puulajeittaisista jakaumista lasketut Shannonin diversiteetti-indeksit (S-I) keskimääräistä elävää puustoa ja järeää puustoa edustaneille metsiköille sekä pienin ja suurin läpimittaluokka, jossa frekvenssi oli noin 1 runko hehtaarilla.

Puulaji Malli	Mänty		Kuusi		Koivu	
	Talous- metsä	Luonnon- metsä	Talous- metsä	Luonnon- metsä	Talous- metsä	Luonnon- metsä
S-I keskimääräinen	3,1	3,4	3,4	3,5	3,4	3,5
Pienin lpm, cm	10	8	3	2	5	3
Suurin lpm, cm	38	44	39	45	37	38
S-I järeä	3,1	3,8	3,7	4,0	3,9	3,9
Pienin lpm, cm	42	29	8	3	2	2
Suurin lpm, cm	64	71	55	64	53	56

Puulajien erilaisista ominaisuuksista johtuen puulajien yhteinen läpimittajakauma oli lähes poikkeuksetta monihuippuinen. Puulajeittain tarkastellen luonnonmetsäaineistossa löydettiin kuitenkin neljälle jakaumalle viidestä tyydyttävä kuvaus yksihiippuisella parametrisella S_B -jakaumalla. Aineisto vaikutti saman tyyppiseltä kuin Ruotsissa luonnonmetsistä mitatut aineistot (Linder ym. 1997): jakaumat olivat leveitä, kuusella tyyppillisesti laskevia jakaumia ja männyllä – jotka esiintyessään muodostivat puuston järeimmän osan – laakeita. Säännöllisen erirakenteiset, käännteistä J-käyrää muistuttavat jakaumat eivät olleet mallitusaineistossa niin yleisiä kuin esim. varhaisten VMI tulosten perusteella olisi voinut olettaa (Norokorpi ym. 1994). Tämä voi johtua aineiston luonnonmetsien suuresta keski-ikästä ja kokonaistilavuudesta – puuston vanheudessa ja järeytyessä pieniläpimittaisten puiden suhteellisen osuuden havaittiin pienenevän myös VMI-aineistossa (Laiho ym. 1994, Norokorpi ym. 1994). Myöskin Linderin (1998) tutkimuksessa luonnontilaisten metsiköiden tarkastelu 72 vuoden ajanjaksolla osoitti pieniläpimittaisten puiden osuuden pienentyneen, samalla kun puuston kokonaistilavuus voimakkaasti kasvoi. Linderin (1998) mukaan säännöllisen erirakenteinen läpimittajakauma mäntyvaltaisessa luonnonmetsikössä oli tilapäinen ilmiö – männyn uudistumista ei pitkällä aikavälillä tapahtunut riittävästi rakenteen säilymiseksi. Metsikön läpimittajakauman erirakenteisuus saattoi kuitenkin säilyä kuusettumisen myötä.

Koivupuuston läpimittajakaumalle sekä luonnontilaisessa metsässä että talousmetsässä oli ominaista pieniläpimittaisten koivujen suhteellisen suuri osuus puuston kehitysvaiheesta riippumatta. Jos koivupuuston pohjapinta-ala luon-

nonmetsässä olisi ollut suurempi, esim. $20 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, olisi ennustettu koivujakauma ollut selvästi huipukkaampi ja symmetrisempi kuin esimerkitapausten pohjapinta-alalla $10 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$. Samalla runkoluvun harha olisi pienentynyt muutamaan prosenttiin. Koivua esiintyi tyyppillisimmin vähäisessä määrin sekapuuna, jolloin jakaumat olivat hyvin laakeita. Lisäksi on huomattava, että lähes puolet koivun läpimittajakaumista luonnonmetsien aineistossa oli kaksi- tai useampihiippuisia. Kuuluvainen ym. (1998) oletivat koivun monihuippuisten jakaumien kuvastavan sen uudistumisen syklistyyttä – sopivia koivun uudistumiseen johtavia häiriöitä sattuu harvoin. Hieskoivun ja nopeakasvuisemman rauduskoivun esiintyminen yhdessä sekä koivun mahdollinen uusiutuminen vesoista lisäävät myöskin kaksihiippuisten jakaumien todennäköisyyttä.

Kun G -suhdetta käytettiin S_B -jakauksen parametria ennustettaessa, voitiin huomattavan suuri jakauman muodon vaihtelu saada esiin. Esimerkiksi pienellä G -suhteen arvolla (suuri runkoluku suhteessa mediaaniläpimittaan ja pohjapinta-alaan) myös käännteistä J-käyrää muistuttava rakenne oli ennustettavissa. Teoreettista mallia voi siten pitää riittävän joustavana tuomaan talousmetsien ja vastaavien luonnonmetsien rakenteelliset erot esille. Tehdyn tarkastelun perusteella voidaan todeta, ettei luontaisesti syntyneen talousmetsän ja tärkeimmiltä puustotunnuksiltaan vertailukelpoisen luonnonmetsän elävän puuston rakenteen välillä ole huomattavan suurta eroa. Rakenteellista samankaltaisuutta todennäköisesti lisäsi talousmetsien mallien perustuminen luontaisesti syntyneisiin sekametsiin – viljelymetsissä tasaikäisyys luonnollisesti vähentäisi puiden kokovaihtelua. Siipilehdon (1999) talousmetsien kokojakaumamallin sijalla

olisi vaihtoehtoisesti voinut käyttää voimakkaammin talousmetsien rakennetta keskiarvoistavia ennustamismalleja. Tällaisia olisivat olleet esim. Mykkäsen (1986) ja Kilkin ym. (1989) laatimat Weibull-jakauman ennustemallit. Näistä jakaumista johdetut talousmetsien runkoluvut olisivat olleet selvästi pienempiä kuin esitetyillä G -suhteeseen perustuvilla S_B -jakaumamalleilla. Vaihtoehtoisten mallien perustuminen relaskooppikoealoihin olisi kuitenkin samalla merkinnyt hyvin epävarmaa pieniläpimittaisen puuston osan kuvausta (Siipilehto 1999).

Luonnontilaisuus merkitsi ennustettujen jakaumien perusteella lähes systemaattisesti pieniläpimittaisen puuston suurempaa osuutta elävästä puustosta käsitelyihin talousmetsiin verrattuna. Myöskin suurimmat puut tavattiin luonnontilaisista metsiköistä. Ero ei varhaisemmassa sukkessiovaiheessa ollut välttämättä suuri, mutta vanhemmissa metsiköissä kaikkein järeimpien runkojen (> 50 cm) määrä oli luonnonmetsässä selvästi suurempi kuin yli-ikäisessä talousmetsässä (Linder ja Östlund 1998, Siitonen ym. 2000). Eroa selittää luonnonmetsän suurempi ikävaihtelu – yksittäiset järeät puut voivat olla huomattavasti valtapuuston keski-ikää vanhempia (Uotila ym. 2001). Samalla kun puuston pohjapinta-ala jakaantui luonnonmetsässä suuremmalle läpimitan vaihteluvälille, tuli puuston tilavuus hieman pienemmäksi kuin vastaavassa talousmetsässä.

Ennustetuista puustoista lasketut diversiteetti-indeksit olivat varsin korkeita aineistosta laskettuihin indekseihin verrattuna. Syynä oli ennustetun läpimittajakauman kuvautuminen jatkuvana.

Niinpä mitattujen ja ennustettujen jakaumien keskinäinen vertailu vaatisi koealan kokoa vastaavan satunnaisotoksen poimintaa ennustetusta jakaumasta. Lasketut indeksit palvelivat tarkoitustaan, kun verrattiin vastaavilla puustotunnuksilla ennustetun luonnonmetsän ja talousmetsän läpimittajakaumia keskenään. Shannonin indeksin lisäksi myös G -suhteen voitiin havaita mittaavan epäsuorasti diversiteettiä läpimittojen vaihtelun laajuutena. Varsinkin tietyllä puustoisuudella, kun tunnetaan pohjapinta-ala ja mediaaniläpimitta, havaitaan pienemmän G -suhteen tuottavan suuremman läpimittojen vaihtelun kuin suurempi G -suhde (Siipilehto 1998, 1999).

Talousmetsien järeiden, yli-ikäisten puustojen ennusteisiin tulee suhtautua varauksellisesti. Käytetyt keskiläpimitat olivat niin suuria, että talousmetsien aineistojen keskiläpimitan ylärajat ylitettiin kuusella ja koivulla lähes 10 cm, männyllä jopa 20 cm. Luotettavuustunnukseksi lasketut runkoluvun harhat olivat järeän kuusen ja järeän koivun jakauksissa yli kahdenkymmenen prosentin: kuusella runkoluvun aliarvio oli 26 % ja koivulla yliarvio 22 %. Toisin sanoen järeän talousmetsän kuusijakaumassa oli liian pieni pieniläpimittaisten kuusten osuus ja toisaalta erittäin laakeassa järeän koivun läpimittajakaumassa liian suuri pieniläpimittaisten koivujen osuus. Näiltä osin pienempi harha olisi merkinnyt lisääntynyttä jakaumien samankaltaisuutta luonnonmetsiin verrattuna. Männyllä talousmetsäaineiston reilumasta ylityksestä huolimatta harha jäi alle seitsemän prosentin.

Kirjallisuus

- Buongiorno, J., Dahir, S., Lu, H.-C. & Lin, C.-R. 1994. Tree size diversity and economic returns in uneven-aged forest stands. *Forest Science* 40(1): 83–103.
- Hafley, W.L. & Schreuder, H.T. 1977. Statistical distributions for fitting diameter and height data in even-aged stands. *Canadian Journal of Forest Research* 7: 481–487.
- Hökkä, H., Piironen, M.-L. & Penttilä, T. 1991. Läpimittajakauden ennustaminen Weibull-jakaumalla Pohjois-Suomen mänty- ja koivuvaltaisissa ojitusaluemet-siköissä. *Folia Forestalia* 781: 22 s.
- Isomäki, A., Niemistö, P. & Varmola, M. 1998. Luonnontilaisten metsien rakenne seurantakoealoilla. Teoksessa: Annila (toim.). Monimuotoinen metsä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 75–86.
- Kangas, A. & Maltamo, M. 2000. Calibrating predicted diameter distribution with additional information. *Forest Science* 46(3): 390–396.
- Kilki, P., Maltamo, M., Mykkänen, R. & Päivinen, R. 1989. Use of the Weibull function in the estimation the basal area dbh-distribution. *Silva Fennica* 23(4): 311–318.
- Korhonen, K.-M. & Savonmäki, S. (toim.) 1997. Metsätalouden ympäristöopas. Metsähallitus, Helsinki. 130 s.
- Kuuluvainen, T., Syrjänen, K. & Kalliola, R. 1998. Structure of pristine *Picea abies* forest in northeastern Europe. *Journal of Vegetation Science* 9: 563–574.
- Laasasenaho, J. 1982. Taper curve and volume functions for pine, spruce and birch. *Communications Instituti Forestalis Fenniae* 108: 1–74.
- Laiho, O., Lähde, E., Norokorpi, Y. & Saksa, T. 1994. Varttuneiden metsiköiden rakenne 1950-luvun alussa. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 495: 90–128.
- Linder, P. 1998. Structural changes in two virgin boreal forest stands in Central Sweden over 72 years. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 451–461.
- & Östlund, L. 1998. Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885–1996. *Biological Conservation* 85: 9–19.
- , Elfving, B. & Zackrisson, O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* 98: 17–33.
- Luonnon monimuotoisuus yksityismetsissä. 1995. MTK:n ohjelma ja suositukset. Maa- ja metsätaloustuottajain keskusliitto MTK ry., Helsinki. 15 s.
- Luonnonläheinen metsänhoito. 1994. Metsänhoitosuositukset. Metsäkeskus Tapion julkaisuja 6/1994. 72 s.
- Maltamo, M. & Kangas, A. 1999. Prosentti-osuusmenetelmä puujoukon ennustamisessa. Julkaisussa: Nuutinen, T. & Suokas A. (toim.). MELA99 ja metsätalouden suunnittelu. MELA-käyttäjäpäivä ja tutkimusseminaari 11.–12.5.1999 Majvik, Kirkkonummi. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 752: 48–53.
- Mathcad User's Guide. 1995. Mathcad 6.0, Mathcad PLUS 6.0, Second printing. MathSoft Inc., Cambridge, MA 02142, USA. 694 s.
- Metsätilastollinen vuosikirja 2000. Metsäntutkimuslaitos, Helsinki. 366 s.
- Mielikäinen, K. 1980. Structure and development of mixed pine and birch stands. *Communications Instituti Forestalis Fenniae* 99(3): 1–82.
- 1985. Effect of an admixture of birch on the structure and development of Norway spruce stands. *Communications Instituti Forestalis Fenniae* 133: 1–73.
- Mykkänen, R. 1986. Weibull-funktion käyttö puuston läpimittajakauden estimoinnissa. Metsätalouden syventävien opintojen tutkielma, Joensuun yliopisto, metsätieteellinen tiedekunta. 80 s.
- Norokorpi, Y., Lähde, E., Laiho, O. Saksa, T. 1994. Luonnontilaisten metsien rakenne ja monimuotoisuus Suomessa. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 495: 54–89.
- Päivinen, R. 1980. Puiden läpimittajakauden estimointi ja siihen perustuva puus-

- totunnusten laskenta. *Folia Forestalia* 442. 28 s.
- SAS User's Guide. 1985. Statistics, Version 5 Edition. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA. 957 s.
- Siipilehto, J. 1998. Nykyisen kuviotiedon riittävyys puujoukon ennustamiseksi? Julkaisussa: Nuutinen, T. & Mäkkeli, P. (toim.). MELA98 ja tietojärjestelmälaajennukset. MELA-käyttäjöpäivät 7.5.1998 Helsingissä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 713: 35–38.
- 1999. Improving the accuracy of predicted basal-area diameter distribution in advanced stands by determining stem number. *Silva Fennica* 33(4): 281–301.
- Siitonen, J. 1998. Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle – kirjallisuuskatsaus. Julkaisussa: Annala, E. (toim.). Monimuotoinen metsä. Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman väliraportti. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 131–161.
- , Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth mesic boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128–3): 211–225.
- Tham, Å. 1988. Structure of mixed *Picea abies* (L.) Karst. and *Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh. stands in South and Middle Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3: 355–370.
- Uotila, A., Maltamo, M., Uutera, J. & Iso-mäki, A. 2001. Stand structural heterogeneity of semi-natural and managed pine (*Pinus sylvestris*) and spruce (*Picea abies*) dominated forests on mesic and sub-xeric heaths. *Ecological Bulletins* (painossa).

2 Vanhojen talousmetsien ja luonnonmetsien rakenteen ja lajiston erot Etelä-Suomessa

Juha Siitonen, Lauri Kaila, Mikko Kuusinen, Petri Martikainen, Reijo Penttilä, Pekka Punttila ja Josef Rauh

Johdanto

Vanhojen luonnonmetsien määrä, suojeltujen metsien osuus pinta-alasta, lisäsuojelun tarve sekä suojelun sosioekonomiset vaikutukset ovat viime vuosikymmenen aikana jatkuvasti esillä olleita metsä- ja ympäristöpoliittisia kysymyksiä. Sekä suojeltujen metsien osuudesta ylipäänsä että vanhojen metsien määrästä ja suojelusta osuudesta on esitetty varsin erilaisia lukuja. Suojeluprosentti-tarkasteluun vaikuttaa oleellisesti kolme tekijää: 1) tarkastellaanko Etelä- ja Pohjois-Suomen aluetta erikseen (valtaosa suojellusta metsäpinta-alasta on pohjoisborealisessa vyöhykkeessä), 2) tarkastellaanko pelkästään metsämaata vai metsä- ja kitumaata yhdessä (suojeltua kitumaata on suunnilleen yhtä paljon kuin metsämaata), sekä 3) millainen lainsäädännöllinen status suojelluiksi lasketuilta metsiltä edellytetään (mm. lasketaanko metsätalouden ulkopuolella olevat suoja- ja lakimetsät suojelluiksi). Vanhojen metsien määrän arvioihin vaikuttaa puolestaan se, mihin suojelullisesti arvokkaan vanhan metsän raja vedetään puuston iän, rakenteen ja aiemman käsittelyn mukaan (ikkuna 1).

Vanhat luonnonmetsät ovat monien uhanalaisten ja harvinaisten lajien tärkeä elinympäristö. Uuden uhanalaisarvioinnin (Rassi ym. 2000) mukaan Suomen

lajistosta arvioitiin uhanalaisiksi tai silmälläpidettäviksi yhteensä 2565 lajia, joista 980 elää pääasiassa metsissä. Metsälajeista edelleen 379 lajille (39 % uhanalaisista ja silmälläpidettävistä metsälajeista) vanhat metsät on arvioitu tärkeimmäksi elinympäristöksi. Vanhojen metsien lajeihin kuuluu erityisesti lahoppuusta riippuvaisia lajeja, kuten lahottajasienia (Karström 1992, Kotiranta ja Niemelä 1996, Kotiranta 1998) ja lahoppuukovakuoriaisia (Väisänen ym. 1993, Siitonen 1998a, 2001). Monet näistä lajeista vaativat tiettyjä lahoppuulaatuja – usein järeitä ja pitkälle lahonneita runkoja (Bader ym. 1995, Renvall 1995, Jonsell ym. 1998) – tai pitkää lahoppuujatkumoa, jotka talousmetsistä yleensä puuttuvat. Lisäksi ainakin eräät lajiryhmät, kuten elävien ja kuolleiden puiden rungoilla kasvavat epifyytti- ja epiksyyliläiskälät ja -sammalet, vaativat vanhojen isäntäpuiden saatavuuden ja jatkumon lisäksi vanhan metsän tasaisen kosteaa mikroilmastoa (Kuusinen ym. 1995, Kuusinen 1996a, 1998, Esseen ym. 1997).

Etelä-Suomen ja Pohjanmaan metsien suojelun tarve -työryhmän mietinnösssä todetaan luonnontilaisten metsien merkitys lajistolle ja niukkuus suojelualueilla (Metsien suojelun ... 2000). Työryhmä esitti tavoitteeksi nykyisen suojelualueverkon täydentämistä ja laajentamista etenkin olemassaolevien suojelualueiden ympärillä, metsien ennallistamista sekä suojelualueilla että niitä ympäröivissä talousmetsissä, ja talousmetsien luonnonhoidon kehittämistä.

Ikkuna I: Metsien suojelutilanne Etelä-Suomessa

Metsien suojelutilanne on muuttunut huomattavasti 1990-luvun aikana mm. Etelä- ja Pohjois-Suomen vanhojen metsien suojeluohjelmien myötä (Vanhojen metsien ... 1992, 1994, 1996). Viime vuosikymmenen lopussa metsien suojelun käsitteistöä ja suojelupinta-aloja selvittäneen työryhmän loppuraportin (Metsien suojelupinta-alat ... 1999) mukaan Suomessa on tiukasti suojeltua metsämaata koko maassa 714 300 ha eli 3,6 % metsämaan pinta-alasta. Suojeltua tai rajoitetussa talouskäytössä olevaa metsä- sekä kitumaata on yhteensä 2,44 milj. ha eli 10,6 % metsä- ja kitumaan yhteenlasketusta pinta-alasta. Työryhmän loppuraportissa ei kuitenkaan tarkasteltu erikseen suojelupinta-alojen jakautumista Etelä- ja Pohjois-Suomen kesken.

Koko maan metsien ja soiden suojelutilannetta metsäkasvillisuusvyöhykkeittäin on selvitetty Suomen ympäristökeskuksen ja Metsäntutkimuslaitoksen yhteistyönä valmistuneessa, valtakunnan metsien kahdeksannen inventoinnin (VMI8:n) tuloksiin perustuvassa raportissa (Virkkala ym. 2000). VMI8:n mukaan metsämaasta on suojeltu hemiborealisessa vyöhykkeessä 1,6 %, eteläborealisessa 0,7 %, keskiborealisessa 2,4 % ja pohjoisborealisessa vyöhykkeessä 17 %. Hemija eteläborealisessa vyöhykkeessä suojelluista metsämaan metsistä kuitenkin vain 5,5 % on puustoltaan yli 140-vuotiaita. Valtaosa suojelualueisiin sisällytetyistä metsistäkin on siis nuorempia, aiemmin talouskäytössä olleita metsiä. Myös vanhojen luonnonmetsien määrää pyrittiin arvioi-

maan inventointitulosten perusteella. Vanhoiksi ja luonnontilaisen kaltaiseksi arvioitiin metsät, joissa valtapuuston ikä oli vähintään 140 vuotta, ja puustossa esiintyi lisäksi tuhoja – pystyynkuolleita, kaatuneita ja katkenneita puita tai lahoja eläviä pystypuita. Yli 140-vuotiaiden, luonnontilaisen kaltaisten metsien osuus koko hemija eteläborealaisen vyöhykkeen metsämaasta oli vain 0,2 %, ja tästä määrästä edelleen vain 12 % oli suojelualueilla.

Kattavin ja uusin arvio metsien suojelutilanteesta Etelä-Suomessa on esitetty äskettäin Etelä-Suomen ja Pohjanmaan metsien suojelun tarvetta selvittäneen työryhmän (nk. ESSU-työryhmä) mietinnössä (Metsien suojelun ... 2000).

Kirjallisuus

- Metsien suojelun tarve Etelä-Suomessa ja Pohjanmaalla. 2000. Etelä-Suomen ja Pohjanmaan metsien suojelun tarve -työryhmän mietintö. Suomen ympäristö 437: 1–284.
- Metsien suojelupinta-alat. 1999. Suojelupinta-alaprojektin raportti. Maa- ja metsätalousministeriö – Ympäristöministeriö. Suomen ympäristö 300: 1–43.
- Vanhojen metsien suojelu valtion mailla Etelä-Suomessa. 1992. Vanhojen metsien suojelutyöryhmän osamietintö. Työryhmän mietintö 70/1992. Ympäristöministeriö, Helsinki. 61 s. + karttalitteet.
- Vanhojen metsien suojeluohjelman täydennys Etelä-Suomessa. 1994. Vanhojen metsien suojelutyöryhmän osamietintö II. Työryhmän raportti 2/1994. Ympäristöministeriö, Helsinki. 51 s. +

karttaliiteosa 334 s.

Vanhojen metsien suojelu Pohjois-Suomessa. 1996. Vanhojen metsien suojelutyöryhmän osamietintö III. Suomen ympäristö 30: 1–111.

Virkkala, R., Korhonen, K.T., Haapanen, R. & Aapala, K. 2000. Metsien ja soiden suojelutilanne metsä- ja suokasvilisuusvyöhykkeittäin valtakunnan metsien 8. inventoinnin perusteella. Suomen ympäristö 395: 1–52.

Valtakunnan metsien inventointien tulosten perusteella tiedetään toisaalta, että vanhojen ikäluokkien osuus on 1930-luvulta lähtien vähitellen kasvanut Etelä-Suomessa. Yli 140-vuotiaiden metsien osuus metsämaasta oli 1990-luvulla noin 1,7 %, 120–140-vuotiaiden metsien osuus 3,2 %, ja 100–120-vuotiaiden metsien osuus 7.8 % (Metsätilastollinen vuosikirja 2000). Tämä tarkoittaa sitä, että Etelä-Suomessa vanhojen talousmetsien pinta-ala on moninkertainen – jopa monikymmenkertainen – vanhojen luonnontilaisten tai luonnontilaisen kaltaisten metsien pinta-alaan verrattuna. Sekä metsien suojelun että talousmetsien luonnonhoidon kannalta keskeinen kysymys on siten, kuinka paljon vanhan talousmetsän ja luonnonmetsän rakenne ja lajisto eroavat toisistaan, ja mitkä luonnonmetsän rakennepiirteet (tai talousmetsistä puuttuvat rakennepiirteet) selittävät lajiston eroja.

Tässä katsauksessa esitetään keskeisimmät tulokset ja päätelmät monimuotoisuusohjelman hankkeesta, jossa verrattiin eteläsuomalaisen vanhojen talousmetsien ja luonnonmetsien rakennetta ja lajistoa. Tutkitut lajiryhmät – kovakuoriaiset, käävät ja epifyyttijäkälät – olivat kaikki sellaisia, joissa tiedetään olevan suhteellisen paljon vanhojen luonnonmetsien lajeja. Hankkeessa pyrittiin vastaamaan seuraaviin kysymyksiin: Kuinka paljon lajeja on vanhoissa ja yli-ikäisissä talousmetsissä verrattuna vanhoihin luonnonmetsiin? Kuinka suuri osuus

lajistosta esiintyy sekä talousmetsissä että luonnonmetsissä, ja mikä osuus lajistosta pelkästään luonnonmetsissä? Miten lajimäärää, lajikoostumusta ja vaateliaan lajiston esiintymistä voidaan selittää metsikkötunnusten, kuten elävän puuston rakenteen sekä lahoppuun määrän ja laadun, avulla? Mikäli metsikön lajistoa voidaan ennustaa suhteellisen helposti mitattavien metsikkötunnusten avulla, on myös mahdollista johtaa perusteltuja ja määrällisiä suosituksia talousmetsien luonnonhoidolle tai suojelualueiden ennallistamiselle. Katsaus on tiivistelmä seuraavista alkuperäisjulkaisuista: puuston rakenne (Siitonen ym. 2000), kovakuoriaislajisto (Martikainen ym. 2000), kaarnakuoriaiset ja niiden seuralaislajit (Martikainen ym. 1999), epifyyttijäkälälajisto (Kuusinen ja Siitonen 1998) ja kääpälajisto (Penttilä ym. 2001).

Aineisto ja menetelmät

Tutkimusalue ja koealat

Tutkimusalue sijaitsee Hämeessä Ruoveden-Kurun-Parkanon seudulla etelä- ja keskiboreaalisen metsäkasvillisuusvyöhykkeen (Ahti ym. 1968) rajalla. Noin 35 x 80 km:n suuruinen tutkimusalue valittiin siksi, että siltä löytyi riittävän monta erillistä vanhan metsän laikua tutkimuskohteiksi. Valitsimme tutkittavaksi etukäteistietojen (Vanhojen

Taulukko 1. Koealojen valtapuuston ikä (kymmenen valtapuustoon kuuluvan kuusen ja viiden männyn keski-ikä) sekä hakkuukantojen määrä (ppa = hakkuukantojen yhteenlaskettu poikki-leikkauspinta-ala). T1–T10 = vanhat talousmetsät, Y1–Y10 = yli-ikäiset talousmetsät (LL1–LL2 = lähes luonnontilaiset metsät, metsiköitä ei otettu mukaan vanhojen luonnonmetsien metsikkötunnusten keskiarvojen laskentaan), L1–L8 = vanhat luonnonmetsät. Selvitetyt lajiryhmät: 1 = kovakuoriaiset, 2 = epifyyttijäkävät, 3 = käävät.

Alue nimi	koodi	Puuston ikä		Hakkuukannot		Selvitetyt lajiryhmät
		kuusi	mänty	kpl/ha	ppa, m ² /ha	
Vessari	T1	95	85	430	19,0	123
Kaakkolampi	T2	97	94	602	24,3	123
Rontonharho	T3	97	145	151	12,2	1
Aurejärvi	T4	98	104	392	18,6	123
Seitsemisharju	T5	102	115	278	21,4	1
Porraskorpi	T6	106	115	371	14,7	123
Alainenjärvi	T7	108	96	441	19,7	1
Helvetinjärvi	T8	109	118	529	28,7	123
Koskenkylä	T9	109	158	236	14,0	1
Eteläisenmäki	T10	118	134	300	15,0	1
Vahojärvi	Y1	124	143	77	5,4	1
Isokivenneva	Y2	126	128	161	12,2	123
Soljaset	Y3	128	103	610	32,7	1
Hyytiälä	Y4	129	128	329	12,2	123
Pitkäjärvi	Y5	129	162	209	18,6	1
Pyydysmäki	Y6	132	131	501	21,1	123
Tervajärvi 1	Y7	133	136	382	18,8	1
Kuivajärvi	Y8	140	181	65	3,2	123
Pyydysmäki	Y9	144	135	482	19,4	1
Raattaniemi	Y10	145	156	179	15,7	123
Tervajärvi 2	Y11	–	–	–	–	1
Lymylampi	LL1	143	133	76	9,2	1
Kuru kk.	LL2	143	155	123	8,9	1
Multinharju	L1	129	307	6	0,3	123
Iso-Saarijärvi	L2	143	203	4	0,4	123
Nälkähittenk.	L3	162	168	0	0,0	123
Nälkähittenk.	L4	165	192	10	0,6	–
Lehtivehmas	L5	163	223	12	0,8	1
Musturi	L6	167	242	0	0,0	123
Petäjäjärvi	L7	185	221	0	0,0	13
Susimäki	L8	198	250	4	0,4	123
Vanhat	$\bar{x} \pm SD$	104 \pm 7	116 \pm 23	373 \pm 136	18,8 \pm 5,1	
Yli-ikäiset	$\bar{x} \pm SD$	133 \pm 7	140 \pm 22	300 \pm 190	15,9 \pm 8,4	
Luonnonmetsät	$\bar{x} \pm SD$	164 \pm 22	226 \pm 42	5 \pm 5	0,3 \pm 0,3	

metsät (ikä 129–198 vuotta, hakkuukan-toja ei lainkaan tai vain muutamia harsintakantoja, kuva 2) (taulukko 1). Hakkuukantojen määrä vanhoissa ja yli-ikäisissä talousmetsissä vaihteli välillä 65–610 kpl/ha ja oli keskimäärin noin 300–400 hehtaarilla. Jos kantoja oli vähemmän kuin 200 hehtaarilla, kyseessä oli aina poikkeuksellisesti käsitelty kohde (esim. Kuivajärven luonnonhoitomet-sä). Luonnontilaisiksi luokitelluissa met-siköissä kantoja oli koelalla vain 0–12 kpl/ha. Kahdella alunperin vanhoiksi luonnonmetsiksi luokitellulla koelalla hakkuukantojen määrä oli niin suuri (76 ja 123 kpl/ha), että aiemmat hakkuut ovat todennäköisesti vaikuttaneet nyky-puuston rakenteeseen ja puustotunnuk-siin. Näitä koaloja ei otettu mukaan luonnonmetsien puustotunnusten keski-arvojen laskentaan. Pari alunperin yli-ikäiseksi luokiteltua kuviota siirtyi van-hojen talousmetsien luokkaan, mutta vastaavasti pari vanhaksi talousmetsäksi luokiteltua kuviota osoittautui puustol-taan yli-ikäiseksi.

Puuston mittaus ja tilavuuden laskenta

Puustomittaukset koaloilla tehtiin 1995 (ks. Siitonen ym. 2000). Elävä puusto mitattiin hehtaarin koelan toiselta puo-likkaalta 0,5 ha alalta. Kaikista rinnakor-keusläpimitaltaan ≥ 5 cm:n puista mitat-tiin puulaji ja rinnakorkeusläpimitta senttimetrin tarkkuudella. Pituus mitat-tiin kultakin koelalta keskimäärin 90 koepuusta (46–163 puuta per koela) riippuen koelan puulajien määrästä ja puiden läpimittojen vaihteluvälistä. Kuusista mitattiin kussakin 2 cm:n läpi-mittaluokassa koepuina aina ensimmäi-nen, kuudes ja yhdestoista ko. läpimitta-luokkaan kuuluva puu. Suurimmissa lä-pimittaluokissa mitattiin pituus kaikista

puista. Muista puulajeista pituus mitat-tiin vähintään kaikista suurimmista puis-ta, jotka vaikuttivat eniten puuston tila-vuuden laskentaan. Kuuselle laadittiin koelakohtaiset pituuskäyrät käyttäen lä-pimitan ja pituuden riippuvuuden yleistä muotoa kuvaavaa Näslundin yhtälöä (Näslund 1937) ja pienimmän neliösum-man ei-lineaarista regressiota.

Kuollut puusto mitattiin koko hehtaa-rin koelalta. Kaikki pystyynkuolleet ja kaatuneet puut, joiden rinnankorkeuslä-pimitta oli ≥ 10 cm, samoin kuin rungon-kappaleet ja pöllit, joiden keskiläpimitta oli ≥ 10 cm ja pituus vähintään 1,3 m, mitattiin. Kuollut puu laskettiin koelaan kuuluvaksi, jos sen syntypiste oli koe-alan sisällä. Näinollen koelan sisältä sen ulkopuolelle kaatuneet puut laskettiin kokonaan koelaan kuuluviksi, kun taas koelan ulkoa sisään kaatuneita puita ei mitattu. Kustakin kuolleesta puusta tai lahokuukappaleesta mitattiin puulaji, rinnankorkeusläpimitta (kokonaiset puut) tai keskiläpimitta (kannot, pöllit) senttimetrin tarkkuudella, lahoaste sekä laatu. Pötkelöistä, korkeista kannoista ja pölleistä mitattiin lisäksi niiden pituus desimetrin tarkkuudella. Lisäksi pienilä-pimittaiset (5–9 cm) kuolleet puut ja hakkuutähdelatvukset laskettiin koko koelalta; näistä mitattiin vain puulaji ja lahoaste. Koska pitkälle lahonneista maapuista ja kannoista (lahoaste viisi) puulajin ja läpimitan määrittäminen oli usein vaikeaa, vain niiden kappalemäärät las-kettiin 10 cm:n läpimittaluokissa.

Puiden lahoasteen määrittämiseen käy-tettiin viisijakoista luokitusta (yksinker-taistettu Liun ja Hyttebornin [1991] ku-vaamasta luokituksesta): (I) edellisen vuoden aikana kuollut, nila tuoretta ja usein kaarnakuoriaisten parhaillaan asut-tama; (II) puu kovaa, kuori osittain irtoa-vaa mutta > 50 % jäljellä; (III) puu kovaa tai pehmeää pinnasta, < 50 % kuoresta



Kuva 1. Vanhaa talousmetsää, Koskenkylä (koealaT9), Parkano. Valtakuusten keski-ikä 109 vuotta, hakkuukantoja 236 kpl/ha, elävän puuston tilavuus 364 m³/ha, lahoppuun tilavuus (rinnakorkeuslähimittana ≥ 10 cm, pituus ≥ 1 m) 24 m³/ha. Metsikössä oli talousmetsäksi poikkeuksellisen paljon lahoppuuta. Suurin osa lahoppuustosta muodostui kuitenkin pystyyn kuivuneista tai äskettäin kaatuneista, kovista kuusista; pitemmälle lahonneet maapuut puuttuivat. Kuvassa etualalla kovakuoriaislajiston tutkimisessa käytetty ikkunapyydys.



Kuva 2. Vanhaa luonnonmetsää, Nälkähittenkangas (koeala L3), Parkano. Valtakuusten keski-ikä 162 vuotta, hakkuukantoja 0 kpl/ha, elävän puuston tilavuus 336 m³/ha, lahoppuun tilavuus (rinnakorkeuslähimittana ≥ 10 cm, pituus ≥ 1 m) 116 m³/ha.

jäljellä; (IV) puu pehmeää pinnasta tai kauttaaltaan, runko osittain pohjakerroksen sammalten peitossa; (V) runko kokonaan pehmeä tai vain sydänpuu kovaa, rungon ulkopintaa vaikea erottaa, kokonaan pohjakerroksen sammalten peitossa. Samaa lahoasteluokitusta käytettiin sekä maapuille että pystypuille. Pystypuut saattoivat siten saavuttaa korkeintaan lahoasteen III, pökkelöt lahoasteen IV, ja kannot lahoasteen V. Käytetty lahoasteluokitus perustui lähinnä runkojen ulkoisiin tuntomerkkeihin, ei rungon pehmeiden arvioimiseen. Tulokset eivät siten ole täysin vertailukelpoisia valtakunnan metsien 9. inventoinnin lahoppuomittauksissa myöhemmin, vuodesta 1995 alkaen käyttöön otetun lahoasteluokituksen kanssa (ks. Tonteri ja Siitonen 2001 tässä julkaisussa).

Lahoppuun laatu luokiteltiin kuuteen luokkaan: (1) kokonaiset pystyynkuolleet puut, (2) pökkelöt ja murtuneiden puiden pystyssä olevat tyvet (vähintään 1/3 rungon pituudesta latvapuolelta katkennut), (3) maapuut, mukaanlukien murtuneiden puiden latvaosat ja pudonneet latvukset maassa, (4) sahatut kannot, (5) sahatut pöllit ja (6) hakkuutähteet. Luokituksen tarkoituksena oli pystyä erottamaan luontaisesti syntynyt lahoppu (laadut 1–3) hakkuiden tuloksena syntyneestä lahoppuusta (laadut 4–6). Lähes samaa luokitusta on sittemmin käytetty myös valtakunnan metsien 9. inventoinnin lahoppuomittauksissa (ks. Tonteri ja Siitonen 2001 tässä julkaisussa).

Elävien puiden ja kokonaisten lahoppuiden tilavuus laskettiin puulajeittaisilla rinnankorkeusläpimitaan ja pituuteen perustuvilla tilavuusyhtälöillä (Laasasenaho 1982). Haavalle ja muille lehtipuille käytettiin koivun yhtälöä. Pökkelöiden, pöllien ja kantojen tilavuus laskettiin lieriön kaavalla keskiläpimitan ja

pitouden avulla. Pieniläpimittaisten (5–9 cm) lahoppuiden tilavuus laskettiin ko. läpimittaluokkaan kuuluvien puiden kapalemäärän ja keskimääräisen puun yksikkötilavuuden avulla olettaen keskimääräiseksi rinnakorkeusläpimitaksi 7 cm ja pituudeksi 7 m. Pitkälle lahonneiden kantojen ja maapuiden tilavuus näytettiin usein olevan ulkomittojen perusteella laskettua tilavuutta pienempi, koska tällaisista lahoppuukappaleista oli yleensä joitain osia jo hävinnyt kokonaan. Tästä syystä niiden tilavuus korjattiin lähemmäksi todellista tilavuutta käyttäen silmämääräisesti arvioituja keskimääräisiä korjauskertoimia 0,6 IV-lahoasteen kannoille ja 0,3 V-lahoasteen kannoille ja maapuille.

Elävän puuston rakenteen monimuotoisuuden vertailu voi olla menetelmällisesti hankalaa eri metsiköiden välillä, jos esimerkiksi osassa metsiköitä puuston läpimittajakauma on yksihiippuinen ja toisissa kaksihiippuinen (ks. Kuuluvainen ym. 1996). Samoin metsikön rakennetta kuvaavien diversiteetti-indeksien ekologisen merkityksen tulkinta esim. lajiston monimuotoisuuden kannalta voi olla epäselvää – tai mitään mielekäästä ekologista tulkintaa ei yksinkertaisesti ole. Tästä syystä elävän puuston rakenteen diversiteetti laskettiin yksinkertaisesti sen perusteella, kuinka moneen eri puulajiin ja 10 cm:n läpimittaluokkaan (5–9, 10–19, 20–29 cm jne., kukin puulaji erikseen) kuuluvia puita koealalla oli. Näinollen esim. metsikkö, jossa on vain 5–29 cm:n läpimittaisia kuusia, saa pistearvon kolme, ja metsikkö, jossa tämän lisäksi on samoihin läpimittaluokkiin kuuluvia mäntyjä ja koivuja, saa pistearvon yhdeksän (kolme puulajia kertaa kolme läpimittaluokkaa). Vastaavasti lahoppuuston diversiteetti laskettiin puulajiin, laadun (pystyynkuollut, pökkelö, maappu), lahoasteen (I+II, III, IV+V) ja

10 cm:n läpimittaluokkien muodostamien yhdistelmien summana. Sahatut pöllit ja hakkuutähteet laskettiin tässä yhteydessä maapuihin, ja hakkuukantoja ei otettu huomioon. Puuston diversiteetin laskemisessa tällä tavoin taustalla oleva ajatus on se, että jokaisen uuden puulajin – vaikka vain yhdenkin puun – lisääminen metsikköön lisää todennäköisyyttä sille, että metsikössä voi esiintyä joitain tälle puulajille (lahopuulaadulle, lahoasteelle, läpimittaluokalle tms.) erikoistuneita lajeja.

Pääkomponenttianalyysiä (PCA) käytettiin sen selvittämiseen, miten eri metsäluokkiin kuuluvat koealat erosivat toisistaan, kun käytettävissä oli suuri joukko metsikön rakennetta kuvaavia muuttujia. Pääkomponenttianalyysi on käyttökelpoinen menetelmä silloin, kun tutkitaan ja yksinkertaistetaan monien keskenään korreloituneiden muuttujien vaikutuksia aineistossa esiintyvään vaihteluun. Lisäksi menetelmän avulla tutkittiin puustomuuttujien välisiä suhteita. Analyyseissä ei käytetty niitä muuttujia, joihin metsiköiden luokittelu perustui (valtakusten ikä, hakkuukantojen lukumäärä), vaan nämä muuttujat sovitettiin ordinaation jälkikäteen passiivisina muuttujina. Myöskään sellaisia muuttujia, jotka koostuivat muista käytetyistä muuttujista (lahopuun kokonaistilavuus), ei käytetty analyyseissä. Muuttujat keskistettiin ja standardoitiin niiden erilaisen mitta-asteikon vuoksi (Ter Braak 1987, Jongman ym. 1987).

Kovakuoriaislajisto

Kovakuoriaislajistoa selvitettiin koealoilla kesällä 1994 (ks. Martikainen ym. 1999, 2000). Näytteenotossa oli mukana yksi yli-ikäinen koeala, joka hakattiin seuraavana talvena ennen puustomittauksia. Toisaalta vain toisella Nälkähit-

tenkankaan vanhan metsän koealoista tutkittiin lajistoa. Näinollen koealojen lukumäärä eri metsäluokissa oli vanhoissa talousmetsissä 10, yli-ikäisissä 11 ja vanhoissa luonnonmetsissä (mukaanlukien kaksi puustoltaan lähes luonnontilaista koealaa) 9.

Näytteenottomenetelmänä käytettiin ikkunapyydyksiä. Pyydys koostui kahdesta ristikkäisestä, 40 x 60 cm:n kokoisesta läpinäkyvästä pleksiruudusta ja näiden alle kiinnitetyistä suppilosta, joka johti litran vetoiseen keräyspulloon. Ikkunapyydys kerää lentäviä kovakuoriaisia ja muita hyönteisiä, jotka törmäävät läpinäkyviin ruutuihin ja putoavat suppilon kautta keräyspulloon. Pullo täytettiin ylivuotoreikiin asti vedellä, johon oli lisätty astianpesuainetta pintajännityksen poistamiseksi sekä suolaa säilöntäaineeksi. Kullekin hehtaarin koealalle ripustettiin satunnaisiin paikkoihin puiden väliin kymmenen ikkunapyydystä niin, että pyydyksen suppilon yläreuna tuli noin metrin korkeudelle maanpinnasta (kuva 1). Pyydyksiä oli siten yhteensä 300. Pyyntijakso oli 16.4.–2.9.1994, ja pyydykset tyhjennettiin noin kerran kaudessa.

Kaikki pyydyksiin tulleet kovakuoriaiset määritettiin lajilleen ja luokiteltiin kahteen pääryhmään: 1) saproksyyleihin eli lahopuusta riippuvaisiin lajeihin ja 2) muihin lajeihin. Muut lajit jaettiin joitain tarkasteluja varten pienempiin ekologiisiin ryhmiin (mm. herbivorit) sekä harvinaisuusluokkiin (ks. Martikainen ym. 2000). Lisäksi kaarnakuoriaisia ja niiden seuralaislajeja tarkasteltiin lähemmin erikseen (Martikainen ym. 1999). Uhanalaiset lajit luokiteltiin uhanalaisten lajien seurantatoimikunnan mietinnön (Rassi ym. 1992) mukaisesti.

Epifyyttijäkälälajisto

Puiden rungoilla kasvavaa epifyyttijäkälälajistoa selvitettiin viidellätoista koealalla kesällä 1996 (ks. Kuusinen ja Siitonen 1998). Koealoista viisi oli vanhoja talousmetsiä, viisi yli-ikäisiä ja viisi vanhoja luonnonmetsiä (taulukko 1). Jäkälälajisto inventoitiin koko hehtaarin koealalta sekä elävien puiden tyvirungoilta ja alaoksilta että pystyynkuolleiden puiden tyvirungoilta, maapuilta ja kannoilta. Lajeista ei arvioitu runsauksia vaan kartoitettiin pelkästään kunkin lajin esiintyminen koealalla. Suurin osa lajeista määritettiin maastossa, mutta vaikeasti tunnistettavista lajeista otettiin näytteitä myöhempää laboratoriossa tehtävää määrittystä varten. Inventointiin käytettiin kullakin koealalla 2,5–5 tehoisaa työtuntia riippuen mm. koealalla kasvavien puulajien määrästä. Kokeusten mukaan tällä näytteenotto-ponnistuksella havaitaan todennäköisesti vähintään 95 % hehtaarin koealan lajistosta (poislukien vain puiden latvuksissa kasvavat lajit). Kultakin koealalta löytyneestä lajistosta tarkasteltiin erikseen 1) kuusen tyvirungoilla ja alaoksilla kasvanutta lajistoa sekä 2) muilla kasvualustoilla kasvanutta lajistoa.

Kääpälajisto

Kääpälajistoa selvitettiin syksyllä 1996 kuudellatoista koealalla (Penttilä ym. 2001). Koealat olivat samat kuin jäkäläinventoinnissa, paitsi että vanhoja luonnonmetsiä tutkittiin yksi enemmän (taulukko 1). Kääpälajisto inventoitiin kullakin koealalta ja sen lähiympäristöstä yhteensä noin neljän hehtaarin (200 x 200 m) alalta. Inventointiin käytettiin kullakin koealalla 5–7 tehoisaa työtuntia. Käytännössä tämä tarkoitti sitä, että talousmetsissä ehdittiin katsoa neljän heh-

taarin alalta huolellisesti lähes kaikki kokonaiset kuolleet puut ja lahoppuukappalet (talousmetsissä oli keskimäärin noin 150 vähintään 10 cm:n lahoppuuta neljän hehtaarin alalla) sekä suuri osa hakkukannoistakin. Luonnonmetsissä, joissa lahoppuun määrä oli huomattavasti suurempi (keskimäärin yli 900 vähintään 10 cm:n lahoppuuta neljän hehtaarin alalla), ehdittiin tässä ajassa tutkia tarkasti vain osa rungoista. Kaikissa metsiköissä kiinnitettiin erityistä huomiota uhanalaisten lajien potentiaalisiin isäntäpuihin. Suuren koealakoon tarkoituksena oli se, että kultakin talousmetsäkuviolta löydetäisiin mahdollisimman suuri osa metsiköissä todellisuudessa esiintyvistä lajistosta.

Kaikki koealalta löydetty kääpälajit määritettiin ja laskettiin itiöemien perusteella. Yhdeksi havainnoksi laskettiin yksi tai useampi itiöemä samassa lahoppuukappaleessa. Suurin osa lajeista määritettiin maastossa, mutta vaikeammin tunnistettavista lajeista otettiin näytteitä myöhempää lajin varmistamista varten. Kultakin koealalta löytyneestä lajistosta tarkasteltiin erikseen 1) kokonaislajimäärää sekä 2) uhanalaisten lajien määrää. Uhanalaisten lajien luokittelussa käytettiin uutta uhanalaisten lajien toisen seurantatyöryhmän mietinnön (Rassi ym. 2000) mukaista luokittelua.

Tulokset

Puustotunnukset

Useimmat elävän puuston tunnuksot eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi vanhojen tai yli-ikäisten talousmetsien eivätkä luonnonmetsien välillä (taulukko 2). Metsäluokkien välillä ei ollut merkitsevää eroa runkoluvussa, pohjapinta-alassa, kokonaistilavuudessa eikä kuusen tilavuudessa. Myöskään elävän

puuston rakenteen vaihtelevuutta kuvaa-
vissa tunnuksissa – keskiläpimitassa, lä-
pimitan vaihtelukertoimessa (joka kuvaa
sitä, kuinka paljon puiden läpimitat vaih-
televat suhteessa keskiläpimitaan), di-
versiteetissä (joka siis tässä tapauksessa
kuvasi eri puulajien läpimitaluokittaista
lukumäärää koealalla) – tai järeiden

kuusten määrässä ei ollut selkeitä eroja
luokkien välillä. Selvimmin vanhat luon-
nonmetsät erosivat talousmetsistä järei-
den mäntyjen ja lehtipuiden määrän pe-
rusteella. Vanhoissa metsissä oli keski-
määrin noin kymmenen kertaa enemmän
järeitä ylispuumäntyjä ja järeitä lehtipui-
ta – etupäässä haapaa – kuin vanhoissa

Taulukko 2. Vanhojen talousmetsien, yli-ikäisten talousmetsien ja vanhojen luonnonmetsien metsikkötunnusten erojen vertailu. Taulukon luvut ovat puustotunnusten keskiarvoja ja hajon-
toja (suluissa). Keskiarvojen eron testaamisessa käytetyn Welchin testin testisuureen arvo F
sekä metsäluokkien välisen eron merkitsevyytaso p. Eri kirjaimilla merkityt keskiarvot
eroavat toisistaan merkitsevyytastolla $p < 0,05$.

Metsikkötunnukset	Vanha	Yli-ikäinen	Luonnonmetsä	F	p
Elävä puusto					
Runkoluku ($D_{1,3} \geq 5$ cm), kpl/ha	604,6 (213,6)	801,2 (434,3)	724,9 (150,1)	1,5	0,261
Pohjapinta-ala, m ² /ha	27,9 (3,8)	30,9 (5,8)	34,6 (6,8)	3,3	0,065
Tilavuus, m ³ /ha	298,5 (51,9)	331,3 (82,7)	396,3 (95,1)	3,4	0,064
– kuusi, m ³ /ha	262,7 (67,8)	224,0 (55,6)	251,6 (92,3)	0,9	0,435
– mänty, m ³ /ha	27,1 (19,0) A	80,5 (64,4) AB	93,4 (54,2) B	7,6	0,008
– koivu, m ³ /ha	7,1 (5,6) A	22,3 (16,8) AB	30,0 (19,3) B	6,8	0,009
– haapa, m ³ /ha	1,6 (3,9)	4,5 (8,5)	21,2 (26,7)	a	a
Tilavuuden vaihteluväli, m ³ /ha	234,3–364,3	241,8–478,9	243,7–530,5		
Keskiläpimita ($D_{1,3}$), cm	23,3 (3,9)	22,3 (4,4)	22,3 (2,4)	0,2	0,785
Läpimitan variaatiokerroin	38,1 (14,2) AB	35,7 (9,6) A	49,6 (11,2) B	3,9	0,043
Isot kuuset ($D_{1,3} \geq 40$ cm), kpl/ha	18,4 (23,9)	8,5 (11,4)	24,8 (32,3)	1,4	0,277
Isot männyt ($D_{1,3} \geq 40$ cm), kpl/ha	2,4 (3,7) A	12,0 (17,5) AB	27,4 (20,1) B	19,7	0,000
Isot lehtipuut ($D_{1,3} \geq 30$ cm), kpl/ha	3,1 (4,6) A	8,5 (7,4) AB	24,6 (19,1) B	6,9	0,008
Diversiteetti	12,9 (3,4)	12,7 (2,5)	14,8 (1,0)	3,6	0,055
Kuollut puusto					
Runkoluku ($D_{1,3} 5\text{--}9$ cm), kpl/ha	71,5 (95,4)	198,2 (192,3)	121,1 (73,8)	2,4	0,118
Runkoluku ($D_{1,3} \geq 10$ cm), kpl/ha	38,6 (43,3) A	51,3 (50,8) A	233,4 (53,9) B	27,5	0,000
Kokonaistilavuus, m ³ /ha	14,4 (8,3) A	22,3 (10,6) A	111,4 (32,8) B	32,0	0,000
– kuusi (m ³ /ha)	7,7 (5,0) A	10,7 (6,0) A	60,1 (39,4) B	29,9	0,000
– mänty (m ³ /ha)	3,2 (4,1) A	4,0 (3,1) A	33,2 (17,9) B	44,4	0,000
– koivu (m ³ /ha)	0,9 (1,5) A	3,4 (5,7) AB	9,6 (6,9) B	7,7	0,006
– haapa (m ³ /ha)	0,3 (0,8)	0,5 (0,9)	5,0 (9,8)	a	a
Tilavuuden vaihteluväli, m ³ /ha	2,0–28,0	7,4–37,6	69,8–184,1		
Järeä lahoppu, ($D \geq 10$ cm, h $\geq 1,3$ m), m ³ /ha	11,4 (7,7) A	17,4 (10,5) A	109,5 (33,2) AB	32,1	0,000
Keskiläpimita ($D_{1,3}$), cm	13,4 (4,6) AB	12,3 (3,4) A	17,9 (4,1) B	4,9	0,022
Läpimitan variaatiokerroin of DBH	51,9 (19,9)	61,8 (17,5)	55,3 (8,0)	0,8	0,487
Isot havupuut ($D_{1,3} \geq 40$ cm), kpl/ha	0,5 (0,7)	0,7 (1,1)	12,5 (14,3)	a	a
Isot lehtipuut ($D_{1,3} \geq 40$ cm), kpl/ha	0,1 (0,3)	0,4 (1,3)	3,5 (5,0)	a	a
Diversiteetti	15,4 (9,0) A	19,6 (11,9) A	49,5 (7,7) B	41,0	0,000

a Muuttujia, joiden jakauma sopivien muunnosten jälkeenkin oli ei-normaali, ei testattu

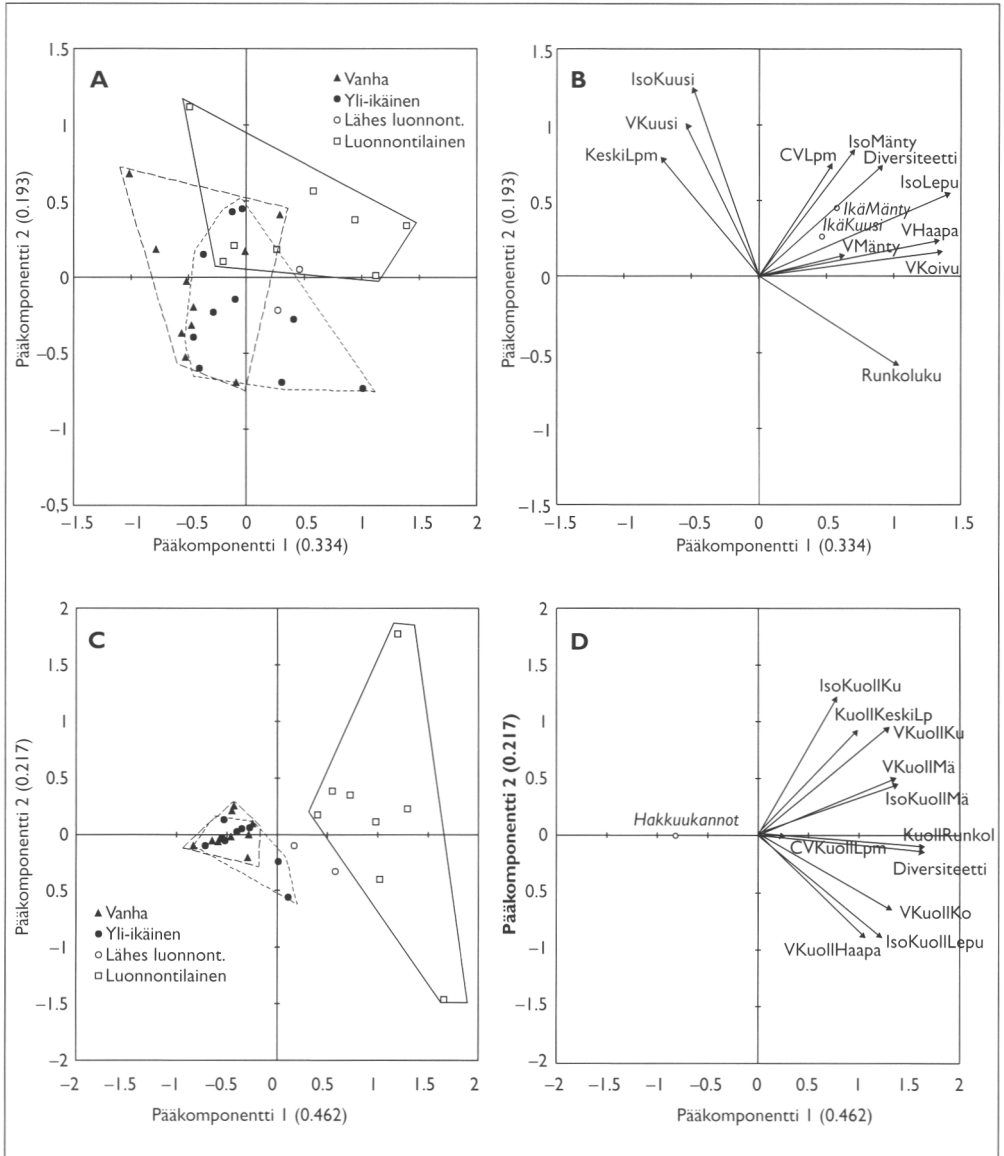
talousmetsissä. Paljolti järeiden puiden runsauden takia männyn, koivun ja haavan tilavuudetkin olivat luonnonmetsissä selvästi suuremmat kuin vanhoissa talousmetsissä. Myös yli-ikäisissä metsissä ylispuumäntyjä ja järeitä lehtipuita oli selvästi enemmän kuin vanhoissa talousmetsissä, kuitenkin keskimäärin vain noin kolmasosa-puolet siitä mitä luonnonmetsissä. Haavan määrä vaihteli paljon metsiköstä toiseen luonnonmetsissäkin: tyypillisesti haapaa oli koealalla joko paljon tai ei ollenkaan.

Elävän puuston tunnuksiin perustavassa pääkomponenttianalyysissä kaksi ensimmäistä pääkomponenttia selittivät 33,4 ja 19,3 % aineiston vaihtelusta. Nämä pääkomponentit kuvaavat aineiston suurimpia vaihtelusuuntia mitattujen muuttujien suhteen. Vanhat luonnonmetsät erottuivat kahden ensimmäisen pääkomponentin muodostamassa ordinaatiotasossa melko selvästi talousmetsistä, mutta eri metsäluokat menivät myös osaksi päällekkäin (kuva 3A). Puustomuuttujista erottui kaksi keskenään korreloitunutta ryhmää (kuva 3B). Keskenään positiivisesti korreloituneita muuttujia kuvaavat nuolet osoittavat kuvassa samaan suuntaan, negatiivisesti korreloituneita kuvaavat nuolet vastakkaisiin suuntiin, ja keskenään korreloimattomia muuttujia kuvavat nuolet ovat toisiinsa nähden suorassa kulmassa. Luonnontilaisten metsien suuntaan kasvoivat metsikön ikä, järeiden mäntyjen ja lehtipuiden määrä, sekä männyn ja lehtipuiden tilavuus. Tähän suuntaan kasvoivat myös puuston diversiteetti ja keskiläpimitan vaihtelukerroin. Tämän vaihtelu-suunnan – kuvassa suunnilleen alavasemmalta yläoikealle – voi tulkita kuvaavan elävän puuston luonnontilaisuutta. Toinen ryhmä muuttujia ei ollut juuri lainkaan korreloitunut luonnontilaisuusgradientin kanssa. Lähinnä metsikön

kuusten järeyttä kuvaavat muuttujat – isojen kuusten määrä, kuusen tilavuus ja elävän puuston keskiläpimita – kasvoivat kuvassa ylävasemmalle. Näille vastakkaiseen suuntaan lisääntyi metsikön tiheyttä ja pienen puuston määrää kuvaava runkoluku. Sekä talousmetsissä että luonnonmetsissä esiintyi vaihtelua tämän puuston tiheys-järeys -gradientin suhteen.

Vanhat luonnonmetsät erosivat merkittävästi sekä vanhoista että yli-ikäisistä talousmetsistä lähes kaikkien lahoppumuuttujien suhteen (taulukko 2). Lahopuun (läpimita ≥ 10 cm, pituus $\geq 1,3$ m) keskimääräinen tilavuus oli vanhoissa talousmetsissä noin $11 \text{ m}^3/\text{ha}$ ja vanhoissa luonnonmetsissä lähes kymmenkertainen, noin $110 \text{ m}^3/\text{ha}$. Yli-ikäisissä metsissä oli keskimäärin selvästi enemmän lahoppuuta kuin vanhoissa talousmetsissä eli noin $17 \text{ m}^3/\text{ha}$; ero talousmetsäluokkien välillä ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevää. Kaikkein selvimmin luonnonmetsät erosivat vanhoista talousmetsistä järeäläpimitaisen (≥ 40 cm:n havupuut ja ≥ 30 cm:n lehtipuut) lahoppuun suhteen: järeiden kuolleiden havupuiden tilavuus oli luonnonmetsissä keskimäärin 25 kertaa, ja järeiden lehtipuiden tilavuus peräti 35 kertaa suurempi kuin vanhoissa talousmetsissä.

Kuolleen puuston tunnuksiin perustavassa pääkomponenttianalyysissä kaksi ensimmäistä pääkomponenttia selittivät 46,2 ja 27,1 % aineiston vaihtelusta. Luonnonmetsät erottuivat tässä ordinaatiotasossa selvästi omaksi ryhmäkseen, kun taas vanhat ja yli-ikäiset talousmetsät menivät kokonaan päällekkäin (kuva 3C). Lisäksi luonnonmetsissä metsiköiden välinen vaihtelu lahoppuuston rakenteessa oli paljon suurempaa kuin talousmetsiköiden välinen vaihtelu. Tämä ilmenee luonnonmetsiä kuvaavien pisteiden hajoamisena laajalle alueelle ordi-



Kuva 3. Koealojen sijainti kahden ensimmäisen pääkomponenttiakselin kuvaamassa ordinaatiotasossa elävän puuston tunnuksiin perustuvassa pääkomponenttianalyysissä (A). Samaan metsäluokkaan kuuluvat metsiköt (yksittäiset symbolit kuvassa) on havainnollisuuden vuoksi rajattu ordinaatiotasossa monikulmioilla. Elävän puuston tunnusten (nuolet) suhde toisiinsa (B). Koealojen sijainti kahden ensimmäisen pääkomponenttiakselin kuvaamassa ordinaatiotasossa kuolleen puuston tunnuksiin perustuvassa pääkomponenttianalyysissä (C). Kuolleen puuston tunnusten (nuolet) suhde toisiinsa (D). Kuvassa kursivoituja muuttujia, joihin metsiköiden luokittelu perustui, ei käytetty ordinaatiossa aktiivisina muuttujina.

naatietasossa, kun taas talousmetsiä kuvaavat pisteet ovat kaikki keskittyneet hyvin suppealle alueelle. Kaksi lähes luonnontilaista koealaa erottuivat luonnonmetsistä ja sijoittuivat tässä ordinaatiossa talous- ja luonnonmetsien väliin. Lahopuumuuttujista täsmälleen vastakaiseen suuntaan kuin hakkuukantojen määrä kasvoivat lahopuiden kappalemäärä (ja lahopuuston kokonaistilavuus) sekä lahopuuston diversiteetti (kuva 3D). Tämän vaihtelusuunnan – kuvassa vasemmalta oikealle – voi tulkita parhaiten kuvaavan puuston luonnontilaisuutta. Lähes keskenään korreloitumattomia muuttujia olivat toisaalta metsikön kuolleiden kuusten järeyttä kuvaavat muuttujat sekä toisaalta kuolleen lehtipuuston määrää kuvaavat muuttujat. Isojen kuolleiden kuusten määrä, kuolleiden kuusten tilavuus ja kuolleiden puiden keskiläpimitta kasvoivat kuvassa yläoikealle, kuolleen haavan ja koivun tilavuudet sekä isojen kuolleiden lehtipuiden määrät kuvassa alaoikealle.

Metsikön ikä (valtakusten keski-ikä) sekä aiempien hakkuiden voimakkuus (hakkuukantojen kappalemäärä tai poikkileikkauspinta-ala hehtaarilla) selittivät kumpikin noin 60 % metsiköiden

välisestä lahopuun tilavuuden vaihtelusta (taulukko 3). Kantojen poikkileikkauspinta-ala selitti vaihtelua hiukan paremmin kuin kantojen kappalemäärä ilmeisesti siksi, että poikkileikkauspinta-ala riippuu sekä kantojen kappalemäärästä että niiden läpimitasta ja kuvaa siten paremmin metsiköstä poistetun puuston tilavuutta. Metsikön ikä ja harvennukset vaikuttavat molemmat toisistaan riippumatta lahopuun määrään. Metsikön ikääntyessä puuston kuolleisuus yleensä lisääntyy mm. hyönteis- ja sienituhojen takia, ja lisäksi vanhemmassa metsikössä lahopuuta on ehtinyt kertyä pitemmän aikaa. Harvennushakkuut puolestaan johtavat puuston kuolleisuuden vähenemiseen, koska harvennuksissa poistetaan heikentyneitä ja alle jääneitä puita ja samalla vähennetään jäljelle jäävän puuston kilpailua. Tässä aineistossa metsikön ikä ja hakkuukantojen määrä olivat keskenään merkitsevästi negatiivisesti korreloituneet ($r = -0,646$, $n = 30$, $p < 0,001$), ts. vanhemmissa metsiköissä oli yleensä vähemmän kantoja. Tästä syystä metsikön iän ja hakkuuvoimakkuuden vaikutuksia lahopuun tilavuuteen ei aineistossa pysty erottamaan toisistaan. Regressiomalli,

Taulukko 3. Lahopuun tilavuuden riippuvuus metsikön valtakusten keski-ikästä, hakkuukantojen kappalemäärästä ja kantojen poikkileikkauspinta-alasta. (Osittais)regressiokerrointen merkitsevyyden testaamisessa käytetyn t-testisuureen arvot ja vastaava havaittu merkitsevyystaso p sekä regressiomallin selityssaste r^2 .

Selitettävä muuttuja	Selittävä(t) muuttuja(t)	Vakio	Kerroin	SE _{kerroin}	t	p	r^2
Lahopuu							
Yksinkertainen regressio							
(a)	Ikä	-125.5	1.30	0.21	6.24	0.000	0.58
(b)	Kannot, kpl	85.6	-0.17	0.03	-6.06	0.000	0.57
(c)	Kannot, m ² /ha	92.3	-3.75	0.57	-6.60	0.000	0.61
Monimuuttujaregressio							
(d)	Ikä	-22.3	0.74	0.24	3.04	0.005	-
	Kannot, m ² /ha	-	-2.34	0.68	-3.43	0.002	0.71

johon otettiin selittäjiksi sekä metsikön ikä että kantojen määrä (koska molemmat periaatteessa vaikuttavat lahoppuun määrään toisistaan riippumatta), selitti noin 70 % lahoppuun määrän vaihtelusta. Kun aineistosta poistettiin kahdeksan luonnontilaista metsää, joissa valtapuuston iät olivat korkeimmat ja hakkuukantoja ei ollut juuri lainkaan, jäljelle jääneessä enemmän tai vähemmän käsiteltyjen metsiköiden aineistossa ikä ja kantojen määrä eivät olleet keskenään merkitsevästi korreloituneita ($r = -0,351$, $n = 22$, $p < 0,109$). Vanhoissa ja yli-ikäisissä talousmetsissä kantojen määrä oli ainoa muuttuja, joka korreloi merkitsevästi lahoppuun tilavuuden kanssa ($r = -0,626$, $n = 22$, $p < 0,002$) – ikä sinänsä ei siis selittänyt lahoppuun määrän vaihtelua. Yksinkertaisessa regressiomallissa kantojen määrä selitti 39 % lahoppuun tilavuuden vaihtelusta talousmetsissä.

Kovakuoriaislajisto

Kolmeensataan ikkunapyydykseen yhden kesän aikana tulleen kovakuoriaisaineiston koko oli yhteensä 43 289 yksilöä, jotka kuuluivat 553 lajiin. Keskimääräinen lajimäärä per metsikkö oli pienin vanhoissa talousmetsissä (125 lajia/koeala) ja suurin luonnonmetsissä (168 lajia/koeala). Yli-ikäiset metsät sijoituivat lajimäärältään edellisten luokkien väliin (149 lajia/koeala). Luonnonmetsissä oli siis ikkunapyydynäytteissä keskimäärin 35 % enemmän lajeja kuin vanhoissa talousmetsissä; ero oli tilastollisesti merkitsevä. Kun lahoppuusta riippuvaisia ja muita lajeja tarkasteltiin erikseen, oli saproksyylien keskimääräinen lajimäärä per koeala 51 vanhoissa talousmetsissä, 62 yli-ikäisissä ja 85 luonnonmetsissä, ja muiden lajien keskimääräinen lajimäärä vastaavasti 74 vanhoissa talousmetsissä, 88 yli-ikäisissä ja 84

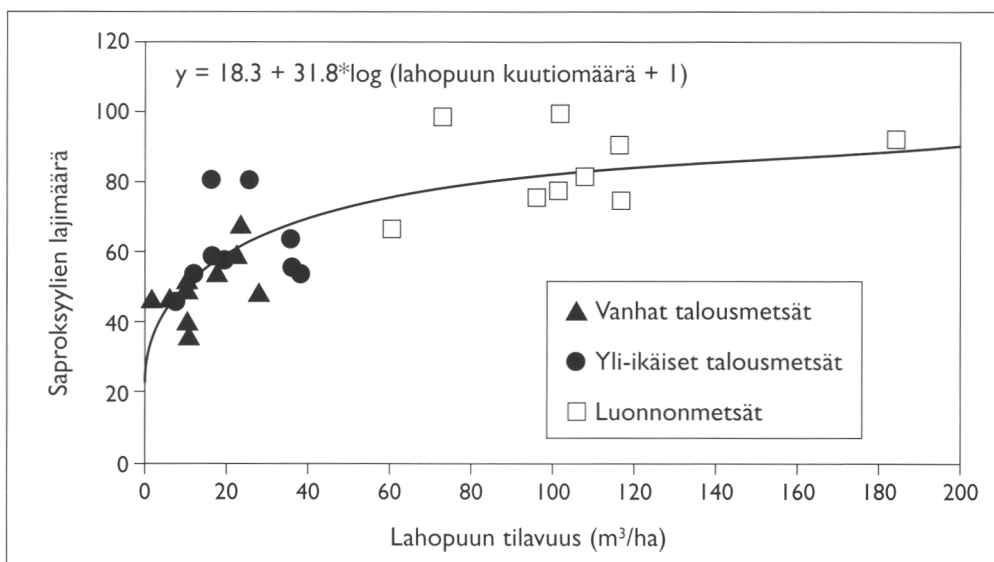
luonnonmetsissä. Luonnonmetsien vanhoja talousmetsiä keskimäärin korkeampi lajimäärä johtui siten suurimmaksi osaksi lahoppuulla elävistä lajeista. Ero oli erityisen selvä, jos saproksyyleistä lisäksi jätettiin pois tuoreilla kuolleilla puilla elävät kaarnakuoriaiset ja niiden seuralaislajit. Runsaslukuiset kaarnakuoriaiset seuralaislajeineen muodostivat noin 72 % saproksyylien yksilömäärästä ja 25 % lajimäärästä. Muissa saproksyyllilajeissa (jotka siis suurimmaksi osaksi elävät vanhemmissa kuin vuosi-pari aikaisemmin kuolleissa puissa) keskimääräinen lajimäärä per koeala oli 32 vanhoissa talousmetsissä, 39 yli-ikäisissä ja 57 luonnonmetsissä. Luonnonmetsissä oli siten keskimäärin 80 % enemmän muita saproksyyllilajeja kuin vanhoissa talousmetsissä.

Yhden metsikön lajimäärällä voidaan kuvata nk. α -diversiteettiä. Tämän lisäksi kiinnostavaa on se, kuinka paljon lajiston koostumus vaihtelee metsiköstä toiseen (nk. β -diversiteetti). Kahdessa metsikössä voi olla sama lajimäärä ja molemmissa pääosin samat lajit, tai sama lajimäärä mutta toisessa metsikössä suureksi osaksi eri lajisto kuin toisessa. Kun metsikkötason lajimäärä ja metsiköiden välinen lajiston vaihtelu yhdistetään, kuvataan alueellisen tason monimuotoisuutta eli γ -diversiteettiä. Metsäluokkien välisiä eroja useamman metsikön yhdistetyssä lajimäärässä tutkittiin laskemalla kussakin metsäluokassa keskimääräinen lajimäärä yhdessä, kahdessa, kolmessa jne. metsikössä. Tulos oli pääpiirteissään samanlainen kuin verrattaessa yksittäisiä metsiköitä. Kertyvä kokonaislajimäärä oli pienin vanhoissa talousmetsissä ja suurin luonnonmetsissä; yli-ikäiset sijoituivat edellisten luokkien väliin, kuitenkin lähemmäksi luonnontilaisia metsiä. Ero johtui jälleen pääasiassa saproksyyllilajeista. Yhdeksän metsikön yhdis-

tetyssä näytteessä saproksyytilajeja oli vanhoissa talousmetsissä 134, yli-ikäisissä 167 ja luonnonmetsissä 200. Näinollen vanhoissa luonnonmetsissä oli alueellisella tasolla 20 % enemmän saproksyytilajeja kuin yli-ikäisissä, ja 49 % enemmän kuin vanhoissa talousmetsissä. Lisäksi 78 % kaikista saproksyytilajeista oli runsaampia luonnonmetsissä kuin vanhoissa talousmetsissä.

Metsikön lajimäärän riippuvuutta eri puustotunnuksista tarkasteltiin aluksi ei-parametrisen Spearmanin järjestyskorrelaation avulla. Saproksyytilajeja ja muita lajeja tarkasteltiin erikseen, koska voitiin olettaa, että näiden ryhmien lajimäärään metsikössä vaikuttavat eri puustotunnukset. Useimmat korrelaatiot puustotunnusten ja ei-saproksyylien lajimäärän välillä olivat heikkoja. Ainoa tilastollisesti merkitsevä korrelaatio oli lajimäärän ja elävien lehtipuiden tilavuuden välillä ($r_s = 0,520$, $n = 29$, $p < 0,01$). Riippuvuussuhde on helposti ymmärrettävissä: lehtipuun määrän lisääntyessä erilaisen pienelinympäristöjen määrä ja monipuolisuus metsikössä kasvavat. Esim.

lehtikarikkeiden määrän ja osuuden kasvu todennäköisesti lisää karikekerroksessa elävän lajiston monimuotoisuutta (ks. Koivula ym. 1999). Sen sijaan lähes kaikki korrelaatiot lahoppuuta kuvaavien tunnusten ja saproksyylien lajimäärän välillä olivat voimakkaasti positiivisia ja tilastollisesti merkitseviä. Yksinkertainen regressiomalli, johon saproksyylien lajimäärän selittäjäksi otettiin metsikön lahoppuun logaritimuunnettu tilavuus, selitti 63 % metsiköiden välisestä lajimäärän vaihtelusta ($r^2 = 0,63$, $F = 46,7$, $p < 0,001$). Muut lahoppuunmuuttujat eivät selittäneet merkitsevästi jäljelle jäänyttä vaihtelua. Lahoppuun tilavuuden logaritimuunnos oli tarpeen siksi, että lahoppuun tilavuus ei ollut normaalisti jakautunut, mutta myös siksi, että riippuvuus tilavuuden ja lajimäärän välillä ei ollut suoraviivainen (kuva 4). Tämä tarkoittaa sitä, että lahoppuun määrän lisääntyminen esim. tilavuudesta 3 m³/ha tilavuuteen 13 m³/ha lisää metsikön saproksyylien lajimäärää noin 50 %, mutta saman suuruisen lisäys tilavuudesta 13 m³/ha tilavuuteen 23 m³/ha lisää lajimäärää edelleen



Kuva 4. Saproksyylikovakuoriaisten lajimäärän riippuvuus metsikön lahoppuun tilavuudesta.

vain noin 10–20 %. Riippuvuussuhteen muoto selittynee pääasiassa sillä, että erilaisten lahoppuelinympäristöjen määrä lisääntyy, kun lahoppuun tilavuus kasvaa. Jos lahoppuuta on vähän, pienikin lisäys tuo metsikköön todennäköisesti uudenlaisia lahoppuulaatuja ja niiden mukana uusia lajeja. Jos lahoppuuta jo lähtötilanteessa on paljon, suuri osa lahoppuulaaduista ja niillä elävästä lajistosta esiintyy jo metsikössä, ja lahoppuun määrän lisäys tuo mukanaan vähemmän uusia lajeja.

Kun tarkastellaan niiden lajien osuutta, joita tavattiin vain yhdestä metsäluokasta, esiintyi 48 % lajeista kaikissa kolmessa metsäluokassa ja 20 % kahdessa metsäluokassa (yhteensä 68 %); vain vanhoissa talousmetsissä esiintyi 5 % lajeista, yli-ikäisissä 13 % ja luonnonmetsissä 14 % lajeista. Aineistossa yleensä yksitellen esiintyneet lajit eivät siten olleet satunnaisesti jakautuneet kaikkien käsittelyjen kesken, vaan luonnonmetsissä tavattiin 2,6 kertaa niin paljon tällaisia lajeja kuin vanhoissa talousmetsissä. Jos verrataan vain vanhoja talousmetsiä ja luonnonmetsiä keskenään, esiintyi 57 % lajeista molemmissa, vain vanhoissa talousmetsissä 13 % ja vain luonnonmetsissä 29 % lajeista (2,2 kertaa niin paljon kuin talousmetsissä). Vertailun tulos ei siis oleellisesti muuttunut. Saproksyylien ja muiden lajien välillä oli selvä ero: saproksyyleistä 57 % lajeista esiintyi molemmissa metsäluokissa, 8 % vain vanhoissa talousmetsissä ja 35 % – siis yli kolmasosa tavatuista lajeista – vain luonnonmetsissä.

Ikkunapyydysaineistossa tavattiin neljä silmälläpidettävää lajia, yksi yksilö kutakin: taantuneet murroskolva (*Pytho abieticola*) ja isomustakeiju (*Melandrya dubia*) kumpikin yhdestä luonnonmetsästä, harvinainen viitosaatukainen (*Pseudeuglenes pentatomus*) yhdestä

yli-ikäisestä ja puutteellisesti tunnettu vaihtolymykäs (*Stephostethus alternans*) yhdestä vanhasta talousmetsästä. Ikkunapyynti on kuitenkin varsin tehoton menetelmä uhanalaisten metsäkovakuo-riaisten havaitsemisessa. Harvinaisten saproksyyllilajien esiintyminen painottui selvästi luonnonmetsiin, ja useita lajeja tavattiin vain niistä.

Epifyyttijäkälälajisto

Viideltätoista koealalta löydettiin yhteensä 142 puilla kasvavaa jäkälälajia, joista 83 kasvoi elävien kuusten tyvirungoilla ja loput 59 lajia muilla kasvualustoilla. Keskimääräinen lajimäärä per metsikkö oli pienin vanhoissa talousmetsissä (69 lajia/koeala) ja suurin luonnonmetsissä (88 lajia/koeala). Yli-ikäiset metsät sijoittuivat lajimäärältään edellisten luokkien väliin (78 lajia/koeala). Luonnonmetsissä oli siis keskimäärin 28 % enemmän lajeja kuin vanhoissa talousmetsissä; ero oli tilastollisesti merkitsevä. Luonnonmetsien vanhoja talousmetsiä keskimäärin korkeampi lajimäärä johtui suureksi osaksi haavalla esiintyneistä lajeista: vain haapojen rungoilla kasvaneita lajeja tavattiin keskimäärin kymmenkunta luonnonmetsiköissä mutta ei yhtään niissä vanhoissa tai yli-ikäisissä talousmetsiköissä, joista järeät haavat puuttuivat. Yhdenkin järeän haavan esiintyminen koealalla lisäsi lajimäärää 4–6 lajilla. Kuitenkin myös kuusen tyvirungoilla ja oksilla esiintyi keskimäärin kymmenkunta lajia enemmän luonnonmetsissä (54 lajia/koeala) ja myös yli-ikäisissä (56 lajia/koeala) kuin vanhoissa (47 lajia/koeala) talousmetsissä – siitä huolimatta, että eläviä kuusia oli runsaasti ja suunnilleen yhtä paljon (noin 250 m³/ha) kaikissa metsäluokissa.

Metsäluokkien välinen ero viiden metsikön yhdistetyssä lajimäärässä (alu-

eellisen tason monimuotoisuus eli γ -diversiteetti) oli pääpiirteissään samanlainen kuin verrattaessa yksittäisiä metsiköitä. Kokonaislajimäärä oli pienin vanhoissa talousmetsissä (yhteensä 98 lajia) ja suurin luonnonmetsissä (122). Yli-ikäiset sijoittuivat edellisten luokkien väliin (118), kuitenkin lähemmäksi luonnontilaisia metsiä. Näinollen alueellisella tasolla luonnonmetsissä oli 24 % enemmän lajeja kuin vanhoissa talousmetsissä, mutta vain 3 % enemmän kuin yli-ikäisissä metsissä. Kuusen tyvirungoilla kasvavien lajien kokonaislajimäärässä ei sen sijaan ollut juurikaan eroa vanhojen talousmetsien (yhteensä 64 lajia) ja luonnonmetsien (69) välillä; hiukan yllättäen yli-ikäisistä metsiköistä löytyi eniten kuusen lajeja (yhteensä 76).

Epifyyttijäkälissä 59 % lajeista esiintyi kaikissa kolmessa metsäluokassa ja 20 % kahdessa metsäluokassa. Vain vanhoissa talousmetsissä esiintyi 3 % lajeista, yli-ikäisissä 7 % ja luonnonmetsissä 11 % lajeista. Aineistossa harvinaiset lajit eivät siten olleet satunnaisesti jakautuneet kaikkien käsittelyjen kesken, vaan luonnonmetsissä tavattiin 4 kertaa niin paljon tällaisia lajeja kuin vanhoissa talousmetsissä. Jos verrataan vain vanhoja talousmetsiä ja luonnonmetsiä keskenään, esiintyi 67 % lajeista molemmissa, vain vanhoissa talousmetsissä 8 % ja vain luonnonmetsissä 26 % lajeista (3,4 kertaa niin paljon kuin talousmetsissä). Vertailun tulos ei siis oleellisesti muuttunut.

Koealoilta havaittiin yhteensä neljä uhanalaista ja kolme silmälläpidettävää jäkälälajia. Erittäin uhanalainen lännenmunuaisjäkälä (*Nephroma laevigatum*) ja vaarantunut hentokesijäkälä (*Leptogium subtile*) kasvoivat vanhoilla haavoilla yhdellä luonnonmetsäkoealalla. Silmälläpidettävä karstajakälä (*Parmeliella triptophylla*) kasvoi myös haavoil-

la yhdessä yli-ikäisessä ja kolmessa luonnonmetsässä. Vaarantunut kuusenpiilojäkälä (*Arthonia leucopellaea*) oli yleisin uhanalaisista lajeista: se löytyi vanhoilta kuusilta kolmesta yli-ikäisestä ja kolmesta luonnonmetsästä. Kuusen lajeja olivat myös silmälläpidettävät aarniluppo (*Bryoria nadvornikiana*) ja jauhe-neulajakälä (*Chaenotheca stemonea*), joista edellinen esiintyi yhdessä talousmetsässä ja kahdessa luonnonmetsässä ja jälkimmäinen kahdessa yli-ikäisessä ja kahdessa luonnonmetsässä. Yllättävin löytö oli vaarantuneen kelonuppijäkälän (*Calicium adpersum*) niukka esiintymä yhdellä talousmetsäkoealalla. Samalta koealalta löytyi myös aarniluppo ja eräitä muita vanhan metsän indikaattorijäkälälajeja, mikä viittaa siihen, että metsikkö ei mahdollisesti ole ollut intensiivisessä metsätalouskäytössä kuin vasta vähän aikaa. Uhanalaisten ja silmälläpidettävien lajien lisäksi koealoilta löytyi useita muita vanhan luonnonmetsän indikaattoreina pidettyjä jäkälälajeja. Näiden lajien esiintyminen painottui myös tässä aineistossa selvästi yli-ikäisiin ja luonnonmetsiin.

Kääpälajisto

Kuudeltatoista koealalta kääpähavaintoja tehtiin yhteensä 5978 yksilöstä, jotka kuuluivat 86 lajiin. Keskimääräinen lajimäärä per metsikkö oli pienin vanhoissa talousmetsissä (25 lajia/koeala) ja suurin luonnonmetsissä (46 lajia/koeala). Yli-ikäiset metsät sijoittuivat lajimäärältään edellisten luokkien väliin (33 lajia/koeala). Luonnonmetsissä oli siis keskimäärin 84 % enemmän lajeja kuin vanhoissa ja 39 % enemmän kuin yli-ikäisissä talousmetsissä; ero vanhoihin talousmetsiin oli tilastollisesti merkitsevä.

Metsäluokkien välinen ero viiden metsikön yhdistetyssä lajimäärässä (alu-

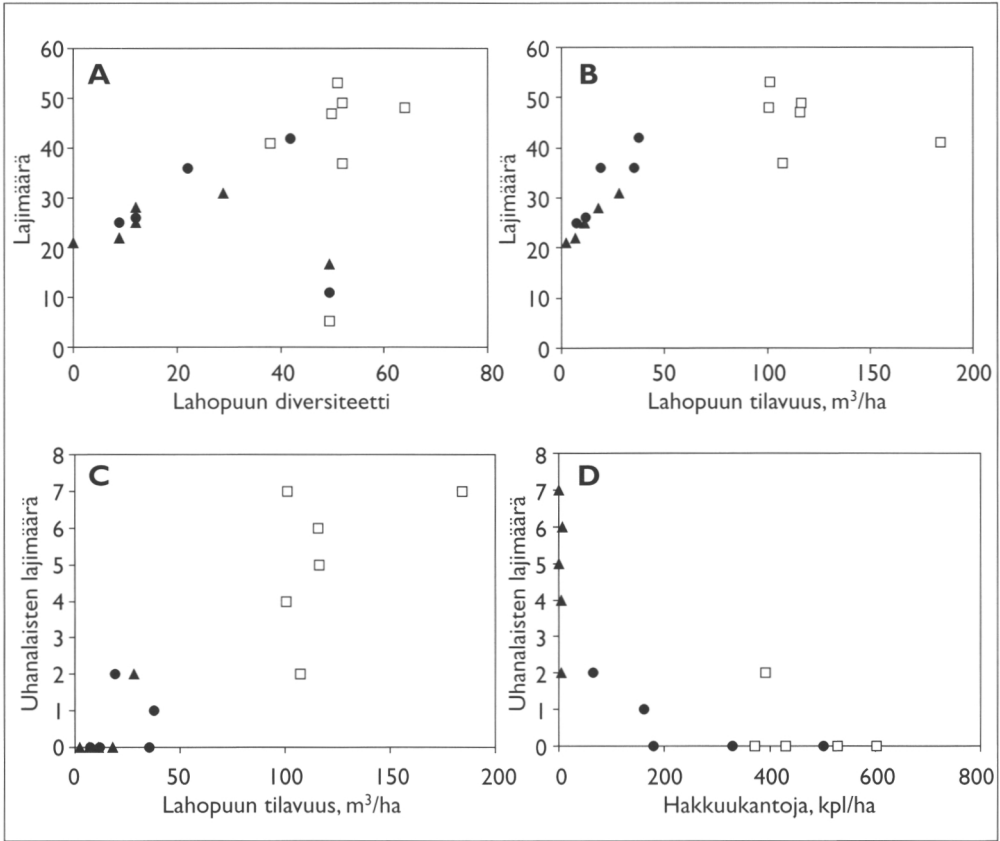
eellisen tason monimuotoisuus eli γ -diversiteetti) oli pääpiirteissään samanlainen kuin verrattaessa yksittäisiä metsiköitä. Kokonaislajimäärä oli pienin vanhoissa talousmetsissä (yhteensä 48 lajia) ja suurin luonnonmetsissä (76). Yli-ikäiset sijoituivat edellisten luokkien väliin (65), kuitenkin lähemmäksi luonnontilaisia metsiä. Alueellisella tasolla luonnonmetsissä oli siis 17 % enemmän lajeja kuin yli-ikäisissä ja 58 % enemmän kuin vanhoissa talousmetsissä.

Metsikön kokonaislajimäärän riippuvuutta eri puustotunnuksista tarkasteltiin aluksi ei-parametrisen Spearmanin järjestyskorrelaation avulla. Lähes kaikki korrelaatiot lahoppuuta kuvaavien tunnusten ja kääpien kokonaislajimäärän välillä olivat voimakkaasti positiivisia ja tilastollisesti merkitseviä. Parhaiten lajimäärän kanssa korreloivat koealan lahoppuiden kappalemäärä sekä lahoppuun diversiteetti (kuva 5A). Molemmat muuttujat kuvaavat todennäköisesti samaa asiaa, eli lahoppuuston vaihtelevuutta ja erilaisten kasvualustojen määrää. Regressiomalli, johon lajimäärän selittäjäksi otettiin metsikön lahoppuun diversiteetti, selitti peräti 85 % metsiköiden välisestä lajimäärän vaihtelusta ($r^2 = 0,85$, $F = 81,8$, $p < 0,001$). Muut lahoppuumuuttujat eivät selittäneet merkitsevästi jäljelle jäänyttä vaihtelua. Myös lahoppuun tilavuus selitti suuren osan lajimäärän vaihtelusta (kuva 5B). Lahoppuun tilavuuden logaritmi selitti yksinään 80 % metsiköiden välisestä lajimäärän vaihtelusta ($r^2 = 0,80$, $F = 55,1$, $p < 0,001$). Kun lahoppuun tilavuus oli ensimmäisenä selittäjänä regressiomallissa, lehtilahoppuun määrä selitti erittäin merkitsevästi ($t = 4,39$, $df = 13$, $p < 0,001$) ja lahoppuun diversiteetti melkein merkitsevästi ($t = 2,64$, $df = 13$, $p < 0,05$) jäljelle jäänyttä vaihtelua lajimäärässä.

Käävistä 51 % lajeista esiintyi kaikis-

sa kolmessa metsäluokassa ja 21 % kahdessa metsäluokassa. Vain vanhoissa talousmetsissä esiintyi 1,2 % lajeista, yli-ikäisissä 8 % ja luonnonmetsissä 19 % lajeista. Aineistossa harvinaiset lajit eivät siten olleet satunnaisesti jakautuneet kaikkien käsittelyjen kesken, vaan luonnonmetsissä tavattiin peräti 16 kertaa niin paljon tällaisia lajeja kuin vanhoissa talousmetsissä. Jos verrataan vain vanhoja talousmetsiä ja luonnonmetsiä keskenään, esiintyi 59 % lajeista molemmissa, vain vanhoissa talousmetsissä 2,6 % ja vain luonnonmetsissä 38 % – siis lähes kaksi viidesosaa – lajeista. Lajimäärinä ilmaistuna aineistossa vain vanhoista talousmetsistä tavattiin kaksi lajia, ja vain luonnonmetsistä 30 lajia. Ainoa kääpälaji, joka oli talousmetsissä selvästi yleisempi ja runsaampi kuin luonnonmetsissä, oli kuusenjuurikkääp (*Heterobasidion parviporum*). Lajia tavattiin neljästä vanhasta talousmetsästä (yhteensä 26 havaintoa) sekä kolmesta yli-ikäisestä metsästä (yhteensä 4 havaintoa) mutta ei yhdestäkään luonnonmetsästä. Lähes kaikki lajin itiöemät löytyivät hakkuukannoista.

Koealoilta tavattiin yhteensä 11 uhanalasta ja 11 silmälläpidettävää kääpälajia. Uhanalaisten lajien esiintyminen painottui erittäin selvästi luonnonmetsiin. Viiden metsikön yhdistetyssä näytteessä uhanalaisia lajeja tavattiin vanhoista talousmetsistä yhteensä 2 lajia (yhteensä 7 havaintoa), yli-ikäisistä 3 lajia (5 havaintoa) ja luonnonmetsistä 11 lajia (118 havaintoa). Uhanalaisten lajien määrä per metsikkö ei ollut normaalisti jakautunut: yleensä uhanalaisia lajeja joko ei esiintynyt metsikössä yhtään tai sitten useita lajeja. Tässä aineistossa uhanalaisia lajeja alkoi esiintyä metsiköissä, joissa lahoppuun määrä oli noin 20–25 m³/ha, mutta runsaammin vasta luonnonmetsissä, joissa lahoppuun tila-



Kuva 5. Kääpien lajimäärän riippuvuus metsikön lahopuun diversiteetistä (A) sekä tilavuudesta (B). Uhanalaisten kääpien lajimäärän riippuvuus metsikön lahopuun tilavuudesta (C) sekä hakkuukantojen määrästä (D).

vuus oli vähintään 100 m³/ha (kuva 5C). Uhanalaisten lajin esiintymisen riippuvuutta metsikkötunnuksista tarkasteltiin ei-normaalien jakauman takia yleistetyn lineaarisen mallin (GLIM) avulla, jossa käytettiin logistista linkkiä ja virhejakaumana Poisson-jakaumaa. Parhaiten lajin esiintymistä selitti hakkuukantojen määrä (ts. residuaalien devianssi oli alhaisin). Sen sijaan lahopuun kokonaismäärä ei selittänyt kovin hyvin uhanalaisten kääpälajien esiintymistä. Kun hakkuukantojen määrä otettiin yleistettyyn lineaariseen malliin ensimmäiseksi selittäjäksi, niin järeiden (≥ 20 cm) lahopuiden kappalemäärä ja maapuiden tilavuus lisäsivät hieman mallin selitysvoi-

maa. Yleensä uhanalaisia lajeja esiintyi vain metsiköissä, joissa hakkuukantoja oli vähemmän kuin sata hehtaarilla (kuva 5D). Kaikki vanhojen talousmetsien uhanalaishavainnot tehtiin yhdessä metsikössä (T4, Aurejärvi – ks. taulukko 1), josta tavattiin kaksi uhanalaista lajia: välkkyludekääpää (*Skeletocutis stelleri*) yksi havainto sekä sirppikääpää (*Skeletocutis lenis*) kuusi havaintoa. Tässä metsikössä kaikki itiömät kasvoivat pitkälle lahonneilla, nykypuustoa selvästi järeämmillä mäntymaapuilla, jotka olivat kymmeniä vuosia sitten tehdyissä harsintahakkuissa syntyneitä tyveysiä tai latvuksia.

Tulosten tarkastelu

Elävän puuston rakenteessa selvin ero vanhojen talousmetsien ja luonnonmetsien välillä oli järeiden mänty-yliispuiden sekä lehtipuiden määrässä: molempia oli luonnonmetsissä noin kymmenen kertaa enemmän. Elävän puuston rakenne vaihteli sekä vanhoissa talousmetsissä että luonnonmetsissä, ja monet tutkituista talousmetsiköistä olivat elävän puuston rakenteeltaan monipuolisia ja varsin luonnontilaisen kaltaisia. Sen sijaan luonnonmetsät erosivat erittäin selvästi sekä vanhoista että yli-ikäisistä talousmetsistä lahoppuuston määrän ja rakenteen perusteella. Lahoppuuta oli luonnonmetsissä keskimäärin noin kymmenen kertaa enemmän kuin vanhoissa talousmetsissä ja viisi kertaa enemmän kuin yli-ikäisissä metsissä. Kuitenkin nyt tutkittujen vanhojen talousmetsienkin lahoppuun keskimääräinen tilavuus, 11 m³/ha, on selvästi korkeampi kuin Pirkanmaan tai koko Etelä-Suomen talousmetsien keskiarvo 2,4 m³/ha (Korhonen ym. 2000, Tonteri ja Siitonen 2001). Kuuden eteläisen metsäkeskuksen alueelta laskettu vanhojen, yli 100-vuotiaiden talousmetsien lahoppuun tilavuuden keskiarvo on sekin vain 3,3 m³/ha. Tutkitut Suomen selän vedenjakajaseudun vanhat, yli 100-vuotiaat valtionmaiden metsät ovat siten historiallisista syistä todennäköisesti laadultaan ja myös lajistoltaan parempia kuin keskimääräiset eteläsuomalaiset vanhat talousmetsät.

Kaikissa tutkituissa lajiryhmissä vanhojen luonnonmetsien keskimääräinen lajimäärä oli selvästi korkeampi kuin vanhojen talousmetsien: epifyyttikäälissä 28 %, kovakuoriaisissa 35 % ja käävissä peräti 84 %. Yli-ikäiset metsät sijoittuivat lajimäärältään suunnilleen edellisten ryhmien puoliväliin. Ryhmässä muut saproksyylikovakuoriaiset

(muut kuin kaarnakuoriaiset ja niiden seuralajit) keskilajimäärän ero oli samaa suuruusluokkaa kuin käävissä, 80 %. Lajimäärien eron suuruus vaihteli näinollen ekologiaaltaan erilaisten lajiryhmien välillä. Kun eri lajiryhmien lajimäärät lasketaan yhteen, oli keskimääräinen lajimäärä vanhoissa talousmetsissä 219, yli-ikäisissä 260 (19 % suurempi) ja luonnonmetsissä 302 (38 % suurempi). Vastaavasti havaittu kokonaislajimäärä oli vanhoissa talousmetsissä 280, yli-ikäisissä 350 (25 % suurempi) ja luonnonmetsissä 398 (42 % suurempi).

Pohjoismaissa on tehty useita tutkimuksia, joissa on verrattu vanhojen luonnonmetsien ja vanhojen talousmetsien lajistoa (taulukko 4). On syytä huomata, että eri tutkimusten tulosten vertailukelpoisuuteen ja siihen, miten tulokset voidaan yleistää koskemaan vanhojen metsien koko lajistoa, vaikuttavat ainakin seuraavat seikat: (1) Tutkittujen metsiköiden määrä. Yllättävän monessa referoidussa sarjassa julkaistussa tutkimuksessakin vertailtavia metsiköitä on ollut vain yksi per käsittely. Tällöin esim. metsäluokkien lajimäärien eroa ei voi tilastollisesti testata, eikä tuloksia voi periaatteessa yleistää tutkittujen metsiköiden ulkopuolelle. (2) Tutkittu lajiryhmä ja kohdelajien ekologisten vaatimusten vaihtelevuus. On aina mahdollista löytää sellainen lajimäärältään suppea ja ekologiaaltaan yhtenäinen lajiryhmä, jossa erot lajistossa talousmetsän ja luonnonmetsän välillä ovat joko hyvin pienet tai hyvin suuret (vrt. Haila 1988, Rodda 1993). (3) Kokonaislajimäärä. Mitä suurempaan lajijoukkoon tutkimus perustuu, sitä paremmin tulokset ovat yleistettävissä koskemaan koko lajistoa. Havaittu kokonaislajimäärä voi kasvaa ensinnäkin siksi, että kussakin metsikössä todellisuudessa esiintyvä lajisto selvitetään perusteellisemmin. Erityisesti

uhanalaisten ja harvinaisten lajien – jotka ovat metsiköiden lajiston vertailun suhteen usein kiinnostavimpia ryhmiä – havaitseminen vaatii yleensä huomattavaa näytteenottoponnistusta. Havaittu kokonaislajimäärä kasvaa myös silloin, kun tutkittujen metsiköiden määrää lisätään. (4) Onko tutkimuksessa selvitetty lajimäärää standardoitua pinta-alaa tai pyyntieforttia kohti, vai lajimäärää tiettyä kasvualustaa kohti (esim. epifyyttijäkäläläien lajimäärä kymmenellä haavanrunkolla per metsikkö). Lajimääriä kasvualustaa kohti ei voi käyttää suoraan metsikkökohtaisten lajimäärien vertailuun, koska kokonaislajimäärä riippuu saatavilla olevien kasvualustojen määrästä metsikössä.

Muissa tutkimuksissa (yhteensä seitsemässä) havaittu keskimääräinen lajimäärä per metsikkö on ollut 18–137 % suurempi luonnonmetsissä kuin vanhoissa talousmetsissä (taulukko 4). Jos kaikille tapaustutkimuksille (vaihteleva määrä tutkittuja metsiköitä, eri lajiryhmiä jne.) annetaan yhtäläinen paino ja lasketaan keskimääräinen metsikkökohtaisen lajimäärän ero, on vanhoissa luonnonmetsissä havaittu keskimäärin 60 % enemmän lajeja kuin vanhoissa talousmetsissä. Jos kutakin tutkimusta painotetaan siinä havaitulla kokonaislajimäärällä (tutkimukset, joissa on mukana enemmän lajeja, saavat siten suuremman painon), on ero keskimäärin 53 %. Lohopuusta riippuvaiset lajit ovat tutkimuksissa jonkin verran ylliedustettuja: lohopuusta riippuvaiset lajit, epiksyylit ja saproksyylit, muodostavat noin viidesosan koko metsälajistosta (Siitonen 1998b, 2001). Jos lasketaan keskilajimäärä näissä ryhmissä, on luonnonmetsissä havaittu keskimäärin kaksi kertaa enemmän lajeja kuin vanhoissa talousmetsissä. Muissa lajiryhmissä ero on vastaavasti pienempi, noin 20–30 %:n suuruusluok-

kaa. Tutkimuksissa, joissa on verrattu lajimääriä kasvualustaa kohti, lajimäärissä ei usein ole havaittu eroja (Söderström 1988a, Väisänen ym. 1993, Kuusinen 1994a).

Useiden metsiköiden yhteenlaskettua kokonaislajimäärää (γ -diversiteettiä) voidaan tarkastella vain niissä tutkimuksissa, joissa tutkittuja metsiköitä on useita ja vertailtavissa metsäluokissa yhtä monta. Neljässä tällaisessa tutkimuksessa (Niemelä ym. 1988, Økland 1994, Jonsson ja Jonsell 1999, Sippola ym. 2001a) lajimäärällä painotettu kokonaislajimäärä on ollut luonnonmetsissä keskimäärin 65 % suurempi kuin vanhoissa talousmetsissä.

Luonnonsuojeluekologisesti kiinnostava kysymys on se, kuinka suuri osuus lajistosta esiintyy sekä talousmetsissä että luonnonmetsissä, ja mikä osuus lajistosta esiintyy vain luonnonmetsissä. Kun Hämeen tutkimusten aineistoissa verrataan vain vanhoja talousmetsiä ja luonnonmetsiä toisiinsa, tavattiin kova-kuoriaisista, epifyyttijäkäläistä ja käävistä yhteensä 11 % pelkästään vanhoista talousmetsistä, 30 % vain luonnonmetsistä ja 59 % molemmista. Aiemmissa tutkimuksissa ($n = 8$) vain talousmetsistä tavattujen lajien osuus on ollut keskimäärin 15 %, ja vain luonnonmetsistä tavattujen lajien osuus 38 % – siis varsin lähellä tässä tutkimuksessa saatuja osuuksia. Kun metsiköiden lajistoa selvitetään tietyn kokoisten koealojen avulla tai käyttäen näytteenotossa esim. ikkunapyydyksiä, monista lajeista (usein 15–30 % havaituista lajeista) tehdään vain yksi havainto. Tällaiset lajit voivat luonnollisesti esiintyä vain yhdessä verrattavista metsäluokista. Miten vain talous- tai luonnonmetsistä tavattujen lajien sekä yhteisten lajien osuudet muuttuisivat, jos näytekokoa kasvatettaisiin huomattavasti joko tutkimalla useampia metsiköitä

Taulukko 4. Pohjoismaiden alueelta julkaistuja tutkimuksia, joissa on verrattu vanhojen talousmetsien ja vanhojen luonnonmetsien lajirikkuutta eri eliöryhmissä.

Tutkimusalue (maa, metsäkasvillisuus- vyöhyke)	Lajiryhmä	Laji- määrä	Talousmetsä n	Keski- lajimäärä	Luonnonmetsä n	Keski- lajimäärä	Keski- lajimäärän ero, %	Viite
Lajia pinta-alayksikköä tai pyyntiponnistusta kohti								
Ruotsi, EB	sammalet	109	3	66,3	1	88	33	Gustafsson & Hallingbäck (1988)
	– epiksyylit	25	3	14,7	1	25	70	–”–
	– muut	84	3	51,6	1	63	22	–”–
Ruotsi, HB	sammalet	54	1	33	1	48	45	Andersson & Hytteborn (1991)
	– epiksyylit	16	1	5	1	16	220	–”–
	– muut	38	1	28	1	32	32	–”–
Suomi, PB	saproksyylikovakuoriaiset	207	1	151	1	178	18	Siitonen (1994)
Norja, HB	sienisääsket	81	5	15,6	5	28,0	79	Økland (1994)
Norja, HB	lahottajasienet	118	1	46	1	109	137	Lindblad (1998)
Ruotsi, KB	käävät	32	3	17	3	26	62	Jonsson & Jonsell (1999)
	saproksyylikovakuoriaiset	–	1	124	1	162	31	–”–
	käävät	68	5	17,2	5	29,6	72	Sippola ym. (2001a)
Lajia isäntäpuuta kohti								
Ruotsi, MB	epiksyylisammalet ja -jäkälet	35	1	32	1	32	0	Söderström (1988a)
	limasienet	17	1	5	1	16	220	Härkönen (1977)
Suomi, EB	saproksyylikovakuoriaiset	197	19	10,5	15	10,6	1	Väisänen ym. (1993)
Suomi, EB	epifyttijäkälet	64	3	31,0	7	31,7	2	Kuusinen (1994a)

tai selvittämällä tutkittujen metsiköiden lajisto isommalta alueelta tai perusteellisemmin? Tavattaisiinko lopulta suuri osuus lajeista sekä talous- että luonnonmetsistä? Vai löytyisikö päinvastoin luonnonmetsistä yhä lisää harvinaisia lajeja, jotka pienemmällä näytekoolla jäävät yleensä havaitsematta? Vastaus riippuu lajien runsausjakauman muodosta. Mitä suurempi osuus metsikön lajeista on suhteellisen harvinaisia (lajien runsausjaumassa on pitkä harvinaisten lajien ”häntä”), sitä enemmän uusia lajeja saadaan, kun näytekokoa kasvatetaan. Toisaalta näytekokoa kasvattamalla havaitaan lisää myös sellaisia satunnaislajeja, jotka eivät lainkaan kuulu vanhoissa metsissä säännöllisesti elävään lajistoon, esim. aukeiden alojen ja nuorten metsien lajeja. Tällaisia lajeja esiintyy todennäköisesti enemmän vanhoissa talousmetsissä. Pelkästään luonnonmetsissä esiintyvien lajien todellista osuutta koko lajistosta voi lajistosta otettujen näytteiden perusteella arvioida mahdollisesti siten, että vähennetään vain luonnonmetsistä löytyneiden lajien osuudesta vain talousmetsistä löytyneiden lajien osuus. Tällä tavoin voidaan korjata näytekoosta ja satunnaislajeista johtuvaa vain yhdessä käsitellyssä esiintyvien lajien mielenkiinnontonta osuutta. Sekä tämän tutkimuksen että aiempien tutkimusten tulosten perusteella luonnonmetsiin erikoistuneiden lajien osuus näyttäisi näin laskettuna olevan noin 20 % koko vanhoissa metsissä esiintyvistä lajistosta.

Vanhojen talousmetsien ja luonnonmetsien lajimäärien eroon ja lajiston koostumukseen vaikuttivat eniten juuri ne puuston rakennepiirteet, joiden suhteen talous- ja luonnonmetsät erosivat toisistaan eniten. Tärkein lajimäärään vaikuttava tekijä oli metsikön lahoppuuden määrä ja lahoppuuden vaihtelevuus. Lahoppuuden määrän, laadun ja jatkuvuuden

merkitys saproksyytilajien kannalta on osoitettu useissa muissakin pohjoismaisissa tutkimuksissa. Ainakin kahdeksassa tutkimuksessa on havaittu, että saproksyylien lajimäärä kasvaa, kun metsikön lahoppuuden tilavuus tai lahoppuuden kappalemäärä lisääntyvät (Siitonen ym. 1995, Bader ym. 1995, Økland 1996, Økland ym. 1996, Ohlson ym. 1997, Stokland 2001, Sippola ym. 2001a, b). Aiemminkin on havaittu, että riippuvuussuhde lahoppuuden määrän ja lajimäärän välillä on logaritminen (Siitonen ym. 1995). Kun lahoppuuden tilavuus kasvaa, lajimäärä kasvaa aluksi nopeasti suunnilleen tilavuuteen 20 m³/ha asti ja sen jälkeen hitaammin. Tutkimuksissa, joissa on selvitetty lahoppuuden laadun vaikutusta lajimäärään, on yhtäpitävästi havaittu, että keskimääräinen lajimäärä lahoppuurunkoa kohti kasvaa läpimitan kasvaessa, ja samoin lahoasteen kasvaessa aina keskilahoihin runkoihin asti (Söderström 1988b, Andersson ja Hytteborn 1991, Bader ym. 1995, Renvall 1995, Høiland ja Bendiksen 1996, Lindblad 1998, Kruys ym. 1999). Järeillä lahoppuilla esiintyy enemmän erikoistuneita, paikallisesti tai alueellisesti harvinaisia tai uhanalaisia lajeja, kuin pieniläpimittaisilla lahoppuilla (Gustafsson ja Hallingbäck 1988, Söderström 1988b, Jonsell ym. 1998, Kruys ym. 1999, Sippola ym. 2001a). Lisäksi lahoppuujatkumolla – ts. sillä, että sopivia isäntäpuita on esiintynyt paikalla aiemminkin – on osoitettu olevan itsenäistä merkitystä lajimäärän selittäjänä (Stokland 2001). Yleensä lahoppuuden määrä, laatu ja jatkuvuus ovat metsiköitasolla keskenään korreloituneita, siten että vanhoissa luonnonmetsissä lahoppuutta on paitsi määrällisesti enemmän kuin talousmetsissä, lahoppuusto on myös laadultaan vaihtelevampaa ja lahoppuujatkumo on parempi. Siksi näiden

tekijöiden erillisiä vaikutuksia lajimäärään on käytännössä hankala selvittää.

Lahopuiden lisäksi lehtipuuston määrä, erityisesti järeiden haapojen esiintyminen, vaikutti metsikön kokonaislajimäärään. Järeiden haapojen ja raitojen merkitys elävien ja kuolleiden puiden rungoilla kasvavalle epifyytti- ja epik-syylijäkälä- ja sammallajistolle on suuri (Andersson ja Hytteborn 1991, Kuusinen 1994a, b, 1996b). Haapalahopuilla elää erityisen paljon harvinaisia ja uhanalaisia saproksyytilajeja (Siitonen ja Martikainen 1994, Siitonen 1999).

Hakkuukantojen määrä hehtaarilla osoittautui yksinkertaiseksi ja loogiseksi metsikön luonnontilaisuuden indikaattoriksi. Hakkuukantojen määrä vaikutti selvästi lahopuun kokonaismäärään ja vaihtelevuuteen. Tässä tutkimuksessa havaitsimme hakkuukantojen määrän olevan uhanalaisten kääpien lajimäärän paras selittäjä – parempi kuin järeiden, pitkälle lahonneiden maapuiden tämänhetkinen määrä. Paitsi että hakkuukantojen määrä vaikuttaa metsikön tämänhetkiseen lahopuun määrään, metsikön aiempi käsittely on vaikuttanut lahopuun määrään ja sopivien isäntapuiden saatavuuteen lähimenneisyydessä. Myös muissa tutkimuksissa on osoitettu, että harsintahakkuut vaikuttavat metsikön lahopuuston laatuun ja jatkuvuuteen, ja tätä kautta kääpälajiston lajimäärään ja etenkin uhanalaisten lajien esiintymiseen (Bader ym. 1995, Sippola ym. 2001a). Metsikön valtapuuston ikä sinänsä tuskin vaikuttaa metsikön lajimäärään. Vanhemmissa metsiköissä on sen sijaan keskimäärin enemmän vanhojen metsien lajiston kannalta keskeisiä rakennepiirteitä, järeitä ja pitemmälle lahonneita lahopuita sekä järeää lehtipuustoa. Tässä tutkimuksessa yli-ikäiset, vähintään 120-vuotiaat mutta aiemmin käsitellyt metsät, sijoittuivat sekä keski-

määräiseltä lajimäärältään että kokonaislajimäärältään vanhojen talousmetsien ja luonnonmetsien väliin. Sen sijaan uhanalaisten lajien esiintyminen painottui erittäin selvästi luonnontilaisiin metsiin.

Johtopäätökset

Keskeisimmät erot puuston rakenteessa luonnonmetsien ja vanhojen talousmetsien välillä ovat järeiden mänty-yliispuiden ja lehtipuiden määrässä sekä lahopuun määrässä ja laadussa. Luonnonmetsissä lahopuuta on keskimäärin vähintään kymmenen kertaa enemmän kuin talousmetsissä; tiettyjä lahopuulajeja (esim. järeää lehtilahopuuta) kuitenkin jopa useita kymmeniä kertoja enemmän. Puuston rakenteen erot vaikuttavat suoraan lajiston rakenteeseen ja monimuotoisuuteen.

Luonnonmetsissä keskimääräinen metsikkötason lajimäärä on sekä nyt saatujen että aiempien tutkimusten tulosten perusteella noin 40–60 % suurempi kuin vanhoissa talousmetsissä. Jos tarkastellaan useiden metsiköiden yhdistettyä lajimäärää, myös alueellisella tasolla luonnonmetsissä näyttää olevan keskimäärin noin 40–60 % enemmän lajeja kuin vastaavan kokoisessa otoksessa talousmetsiä. Edelleen nyt saatujen ja aiempien tutkimustulosten perusteella voidaan arvioida, että noin 20 % koko vanhojen metsien lajistosta (sekä talous- että luonnonmetsissä esiintyvistä lajistosta) esiintyy vain luonnonmetsissä. Yli-ikäiset metsät sijoittuivat lajimäärältään suunnilleen edellisten luokkien puoliväliin.

Selvin ero talous- ja luonnonmetsien lajiston välillä on lahopuusta riippuvaisessa saproksyytilajistossa. Saproksyytilajien lajimäärä metsikössä kasvaa käyräviivaisesti (suunnilleen logaritmisesti)

suhteessa metsikön lahoppuun määrään. Lajimäärä kasvaa aluksi nopeasti lahoppuun tilavuuden lisääntyessä noin 20 m³/ha:lla asti ja sen jälkeen hitaammin. Tässä mielessä nykyiset suositukset lahoppumäärien lisäämisestä ovat perusteltuja. Kuitenkin uhanalaisia vanhojen metsien lajeja alkoi esiintyä yksittäin vasta metsiköissä, joissa lahoppuun tilavuus oli vähintään 20 m³/ha, ja säännöllisesti vasta metsiköissä (nyt saatujen ja vielä julkaisemattomien tulosten perusteella), joissa lahoppuun tilavuus on vähintään 50 m³/ha.

Kirjallisuus

- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 169–211.
- Andersson, L. & Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood – a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14: 121–130.
- Bader, P., Jansson, S. & Jonsson, B.G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation* 72: 355–362.
- ter Braak, C.J.F. 1987. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination by correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). TNO Institute of Applied Computer Science, Statistics Department, Wageningen, The Netherlands. 95 s.
- Gustafsson, L. & Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden. *Biological Conservation* 44: 283–300.
- Haila, Y. 1988. The multiple faces of ecological theory and data. *Oikos* 53: 408–411.
- Härkönen, M. 1977. Corticolous Myxomycetes in three different habitats in southern Finland. *Karstenia* 17: 19–32.
- Høiland, K. & Bendiksen, E. 1996. Biodiversity of wood-inhabiting fungi in a boreal coniferous forest in Sør-Trøndelag County, central Norway. *Nordic Journal of Botany* 16: 643–659.
- Jongman, R.H.G., ter Braak, C.J.F., & van Tongeren, O.F.R. 1987. Data analysis in community landscape ecology. Centre for Agricultural Publishing and Documentation (Pudoc), Wageningen. 299 s.
- Jonsson, B.G. & Jonsell, M. 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8: 1417–1433.
- Karström, M. 1992. Steget före – en presentation. *Svensk Botanisk Tidskrift* 86: 103–114.
- Koivula, M., Punttila, P., Haila, Y. & Niemelä, J. 1999. Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography* 22: 424–435.
- Kotiranta, H. 1998. Vanhan metsän lajisto. Käävät. Julkaisussa: Sarin, O. & Kumpulainen, K. (toim.). Vanhaa metsää etsimässä. Metsähallitus, luonnonsuojelu, Vantaa. s. 21–27.
- & Niemelä, T. 1996. Uhanalaiset käävät Suomessa. Suomen Ympäristökeskus, Edita. Ympäristöopas 10. 184 s.
- Kruys, N. & Jonsson, B.G. 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1295–1299.
- , Fries, C., Jonsson, B.G., Lämås, T. & Ståhl, G. 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 178–186.
- Kuuluvainen, T., Penttinen, A., Leinonen, K. & Nygren, M. 1996. Statistical opportunities for comparing stand structural heterogeneity in managed and primeval forests: an example from boreal spruce forest in southern Finland. *Silva Fennica* 30: 315–328.

- Kuusinen, M. 1994a. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forests of southern and middle boreal forests of Finland. *Annales Botanici Fennici* 31: 245–260.
- 1994b. Epiphytic lichen diversity on *Salix caprea* in old-growth southern and middle boreal forests of Finland. *Annales Botanici Fennici* 31: 77–92.
- 1995. Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation* 75: 43–49.
- 1996a. Importance of spruce swamp-forest for epiphyte diversity and flora on *Picea abies* in southern and middle boreal Finland. *Ecography* 19: 41–51.
- 1996b. Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. *Lichenologist* 28: 443–463.
- 1998. Vanhan metsän lajisto. Jäkälät. Julkaisussa: Sarin, O. & Kumpulainen, K. (toim.). Vanhaa metsää etsimässä. Metsähallitus, luonnonsuojelu, Vantaa. s. 21–27.
- & Siitonen, J. 1998. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland. *Journal of Vegetation Science* 9: 283–292.
- , Jääskeläinen, K., Kivistö, L., Kokko, A. & Lommi, S. 1995. Indikaattorijäkälien karttoitus Kainuussa. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja, Sarja A 39: 1–22.
- Laasasenaho, J. 1982. Taper-curve and volume functions for pine, spruce and birch. *Communications Instituti Forestaliae Fennicae* 108: 1–74.
- Lindblad, I. 1998. Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. *Nordic Journal of Botany* 18: 243–255.
- Linder, P. 1998. Structural changes in two virgin boreal forest stands in central Sweden over 72 years. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 451–461.
- , Elfving, B. & Zackrisson, O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* 98: 17–33.
- Liu Qinghong & Hytteborn, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 2: 391–402.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L. & Punttila, P. 1996. Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions: a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Journal of Applied Entomology* 120: 257–264.
- , Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L. & Rauh, J. 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94: 199–209.
- Metsätalustollinen vuosikirja 2000. Metsäntutkimuslaitos, Helsinki. 366 s.
- Niemelä, J., Haila, Y., Halme, E., Lahti, T., Pajunen, T. & Punttila, P. 1988. The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forests. *Annales Zoologici Fennici* 25: 107–119.
- Nilsson, S. G., Arup, U., Baranowski, R. & Ekmans, S. 1995. Tree-dependent lichens and beetles as indicators in conservation forests. *Conservation Biology* 9: 1208–1215.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, L., Zacrison, O. & Hermansson, J. 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation* 81: 221–231.
- Penttilä, R., Siitonen, J. & Kuusinen, M. 2001. Polypore diversity in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. (käsikirjoitus).
- Rassi, P., Kaipiainen, H., Mannerkoski, I., Ståhls, G. 1992. Uhanalaisten eläinten ja kasvien seurantatoimikunnan mietintö. Ympäristöministeriö, Helsinki. Komiteamietintö 1991:30. 328 s.
- Rassi, P., Alanen, A., Kanerva, T. & Mannerkoski, I. (toim.) 2000. Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Uhanalaisten lajien II seurantarayhmä, esipainos. Ympäristöministeriö, Helsinki. 432 s.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycete-

- tes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1–51.
- Rodda, G.H. 1993. How to lie with biodiversity. *Conservation Biology* 7: 959–960.
- Siitonen, J. 1994. Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici* 31: 89–95.
- 1998a. Vanhan metsän lajisto. Kovakuoriaiset. Julkaisussa: Sarin, O. & Kumpulainen, K. (toim.). Vanhaa metsää etsimässä. Metsähallitus, luonnonsuojelu, Vantaa. s. 21–27.
- 1998b. Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle. Julkaisussa: Annala, E. (toim.). Monimuotoinen metsä. Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman väliraportti. Metsätutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 131–161.
- 1999. Haavan merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle. Julkaisussa: Hynynen, J. & Viherä-Aarnio, A. (toim.). Haapa – monimuotoisuutta metsään ja metsätalouteen. Metsätutkimuslaitoksen tiedonantoja 725: 71–82.
- 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49 (painossa).
- & Martikainen, P. 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying *Populus tremula*: a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9: 185–191.
- & Saaristo, L. 2000. Habitat requirements of a threatened boreal old-growth species, *Pytho kolwensis* Sahlberg (Coleoptera, Pythidae), in Finland. *Biological Conservation* 94: 211–220.
- , Martikainen, P., Kaila, L., Nikula, A. & Punttila, P. 1995. Kovakuoriaislajiston monimuotoisuus eri tavoin käsitellyillä metsäalueilla Suomessa ja Karjalan tasavallassa. Julkaisussa: Hannelius, S. & Niemelä, P. (toim.). Monimuotoisuus metsien hoidossa. Metsätutkimuslaitoksen tiedonantoja 564: 43–71.
- , Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128: 211–225.
- , Penttilä, R. & Kotiranta, H. 2001. Decaying wood, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozersky National Park, Russian Karelia. *Ecological Bulletins* 49 (painossa).
- Sippola, A.-L., Lehesvirta, T. & Renvall, P. 2001a. Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland. *Ecological Bulletins* 49 (painossa).
- , Siitonen, J. & Punttila, P. 2001b. Beetle diversity in timberline forests: a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici* 38 (painossa).
- Stokland, J. 2001. The coarse woody debris profile: an archive of the recent forest history and an important biodiversity indicator. *Ecological Bulletins* 49 (painossa).
- Söderström, L. 1988a. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeastern Sweden. *Biological Conservation* 45: 169–178.
- 1988b. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8: 89–97.
- Väisänen, R., Biström, O. & Heliövaara, K. 1993. Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forest? *Biodiversity and Conservation* 2: 95–113.
- Økland, B. 1994. Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* 2: 68–85.

- 1996. Unlogged forests: important sites for preserving the diversity of Mycetophilids (Diptera: Sciarioidea). *Biological Conservation* 76: 297–310.
- , Bakke, A., Hågvar, S. & Kvamme, T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multi-scaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* 5: 75–100.



Kuva: E. Oksanen

Monimuotoisuuden seuranta

3 Lahopuu talousmetsissä valtakunnan metsien 9. inventoinnin tulosten mukaan – vertailu luonnonmetsiin

Tiina Tonteri ja Juha Siitonen

Johdanto

Kuolleilla ja lahoavilla puilla on tärkeä tehtävä monissa metsän ekologisissa prosesseissa. Lahopuu toimii orgaanisen aineen ja ravinteiden varastona. Luonnonmetsissä lahopuuhun on sitoutunut huomattava määrä hiiltä ja samalla ilmakehän hiilidioksidia, millä voi olla merkitystä metsäekosysteemien hiilitaseiden kannalta (Harmon ym. 1990, Harmon ja Chen 1991, Krankina ja Harmon 1995). Lahopuuhun sitoutuneet ravinteet vapautuvat lahoamisen seurauksena hitaasti ja pitkän ajan kuluessa toisin kuin nopeasti hajoavaan karikkeeseen sitoutuneet ravinteet. Täten lahopuu tasaa metsikön sisäistä ravinnekiertoa ja pidättää ravinteita esim. metsäpalon jälkeen niin pitkään, että uusi puusukupolvi pystyy käyttämään hyväkseen vapautuvat ravinteet (Harmon ym. 1986, Franklin ym. 1987). Ruskolahot puunjätteet ovat tärkeä metsämaan rakenneosa: ne lisäävät metsämaan vedenpidätuskykyä sekä kationinvaihtokapasiteettia ja toisaalta vähentävät happamuutta (Larsen ym. 1980, Jurgensen ym. 1997). Maassa oleva lahopuu toimii ektomykorritsojen kasvualustana (Harvey ym. 1979), mikä puolestaan edistää uudistumista ja taimien eloonjäämistä lahojen maapuiden päällä (Kropp 1982). Maapuut ovat tärkeitä kasvualustoja puuston uudistumiselle monen tyyppisissä luonnonmetsissä

(Hofgaard 1993, Hörnberg ym. 1998).

Lahopuu on monimuotoisuuden kannalta keskeinen metsän rakenneosa. Lahopuusta riippuvaisia lajeja eli saproksyyliä on eri eliöryhmissä arvioitu olevan Suomessa yhteensä noin 4000–5000 lajia eli vähintään viidennes kaikista metsälajeista (Siitonen 1998, 2001). Lajimääräisesti suurimpia ryhmiä ovat lahohtajasienet, noin 1500 lajia, sekä hyönteislahkoista kovakuoriaiset, kaksisiipiset ja loispistiäiset, kussakin lahkossa lähes 1000 saproksyyliä lajia. Lahopuusta riippuvaisia lajeja kuuluu lähes kaikkiin metsissä eläviin eliöryhmiin. Lahopuun väheneminen metsätalouden seurauksena on merkittävä lajien uhanalaistumisen syy. Uuden uhanalaismietinnön mukaan uhanalaisiksi on luokiteltu yhteensä 1505 lajia, joista lahopuun väheneminen on ensisijainen uhkatekijä 164 lajille eli 10,9 %:lle kaikista uhanalaista lajeista (Rassi ym. 2000). Uhanalaisista lajeista 646 elää pääasiassa metsäympäristöissä mukaanlukien kivennäismaan metsät, korvet, rämeet ja hakamaat (Metsien suojelun ... 2000), joten lahopuun väheneminen on ensisijainen uhkatekijä neljännekselle (25,4 %) uhanalaisista metsälajeista.

Metsätalouden toimintaympäristö muuttui huomattavasti 1990-luvulla. Kestävän puuntuotannon rinnalle nousivat uusina tavoitteina metsäluonnon monimuotoisuuden ylläpitäminen sekä metsätalouden ekologinen ja sosiaalinen kestävyys. Sekä metsälainsäädäntö että metsänhoitosuosituksen uudistettiin vii-

me vuosikymmenellä. Muutoksen taustalla ovat vaikuttaneet mm. lisääntynyt tutkimustieto metsätalouden vaikutuksista metsälajistoon, kansainväliset sopimukset sekä metsäteollisuuden asiakkaiden ja kuluttajien näkemykset. Yhdistyneiden kansakuntien ympäristö- ja kehityskokouksessa Rio de Janeirossa 1992 sekä toisessa Euroopan metsäministerikokouksessa Helsingissä 1993 sovittiin kansainvälisistä metsien kestävä hoidon ja käytön periaatteista. Maa- ja metsätalousministeriö sekä ympäristöministeriö vahvistivat näiden sopimusten pohjalta 1994 metsätalouden ympäristöohjelman, jossa mm. korostettiin metsä- ja suoekosysteemien monipuolisen seurannan tarvetta. Kestävän metsätalouden yleiseurooppalaiset kriteerit ja indikaattorit hyväksyttiin kolmannessa metsäministerikokouksessa Lissabonissa 1998. Säästö- ja lahoppuuston määrä talousmetsissä ja suojelualueilla on yksi niistä indikaattoreista, joilla metsäluonnon monimuotoisuutta voidaan arvioida (Suomen metsätalouden ... 2000).

Edellä lueteltujen syiden vuoksi valtakunnan metsien inventointiin (VMI) on katsottu tarpeelliseksi lisätä joukko monimuotoisuutta kuvaavia tunnuksia. VMI:ssa on ensimmäisestä inventoinnista lähtien mitattu käyttökelpoisen kuolleen puuston määrää, mutta yhdeksänteen inventointiin (VMI9) lisättiin myös pidemmälle lahonneen lahoppuun mittausta metsä- ja kitumaalta. Lahoppuun mittauksen tavoitteena on tuottaa koko maan kattavaa tietoa lahoppuueliöiden elinmahdollisuuksien arviointia ja metsätalouden suunnittelua varten, sekä seurata lahoppuun määrässä pitkällä aikavälillä tapahtuvia muutoksia. Monet lahoppuella elävät lajit – varsinkin uhanalaiset ja muut metsätalouden vuoksi harvinaistuneet lajit – vaativat tiettyä puulajia, joko pysty- tai maapuuta, tiettyssä lahoamis-

suksessiovaiheessa olevaa (usein pitkälle lahonnutta) puuta tai järeitä runkoja. Lahoppuulajiston potentiaalisten elinymäristöjen määrän arviointia varten VMI mittaa lahoppuun kokonaismäärän lisäksi jakautumista eri lahoppuulaatuihin. Tavoitteena siis on mahdollisimman tarkka ja käyttökelpoinen tieto kuolleen puun määrästä, jakautumisesta puulajeihin, järeysluokkiin, pysty- ja maapuuhun ja lahoasteisiin.

Lahoppuun mittaaminen valtakunnan metsien inventoinnissa

Lahoppuun mittausta kokeiltiin VMI:ssä ensimmäistä kertaa vuonna 1995. Kuolleen puun mittausta otettiin varsinaisesti mittaushjelmaan 9. inventoinnin (VMI9) alkaessa vuonna 1996. VMI:n lahoppuun mittausta tähtää mahdollisimman huolelliseen ja tehokkaaseen kuolleen puun määrän ja laadun estimointiin suuralueatasolla. Inventoinnin lahoppuutietoja ei voidakaan käyttää yksittäisten metsiköiden lahoppuun määrän arviointiin, sillä tähän tarvittaisiin huomattavasti nyt käytettävää suurempi koeala, ruotsalaisten arvioiden mukaan vähintään noin 0,1 ha (Lämås 1996), tai sitten useita pienempiä koealoja metsikössä.

VMI:n otanta on systemaattinen ryväsotanta, jossa rypäät sijaitsevat maastossa nykyisin kuuden kilometrin välein, ja kussakin rypäässä on 11–18 koealaa (Valtakunnan metsien ... 1999). Lahoppuut mitataan metsä- ja kitumaalla eli koealoilla, joilla puuston vuotuinen kasvu on vähintään 0,1 m³/ha. Vähintään 10 cm paksut kuolleet puut tai niiden osat mitataan keskipistekuviolla 7 metrin säteellä koealan keskipisteestä. Puut luokitellaan pysty- ja maapuihin. Pituus- ja

Taulukko 1.VMI9:ssä käytettävä lahopuiden ulkoasuluokittelu. Laadut 1–4 ovat luontaisesti syntynyttä lahopuuta, laadut 5–7 hakkuiden tuottamaa.

Luokka	Selitys
0	Ei tietoa, yleensä pitkälle lahonnut puu.
1	Pystyyn kuollut, latvasta alle 1/3 pituudesta murtunut.
2	Pötkelö tai korkea luonnonkanto, yli 1/3 murtunut.
3	Juurineen kaatunut maapuu.
4	Katkennut puu.
5	Ihmisen tekemä kanto tai tekopötkelö.
6	Tyveys tai jätetty pölli.
7	Ihmisen tekemä latvaosa, esim. hakkuutähde.

Taulukko 2.VMI9:ssä käytettävä lahoasteluokittelu.

Luokka	Selitys
Pystypuut	
1	Puuaineekseltaan kova. Puukko tunkeutuu puuhun vain muutaman millimetrin. Aputuntomerkkejä: Yleensä kaarna ei ole vielä sanottavasti irronnut eivätkä oksat karisseet. Luokkaan kuuluvat myös kovat kelopuut, joissa puuaines ei ole alkanut lahota.
2	Melko kova. Puukko tunkeutuu puuhun 1–2 cm. Aputuntomerkkejä: Oksat ovat alkaneet karista, havupuilla kaarna on alkanut irrota. Lehtipuilla on kääpien itiöemiä puun yläosassa usein runsaasti.
3	Melko pehmeä; puukko tunkeutuu puuhun 3–5 cm. Aputuntomerkkejä: Havupuu menettänyt kaarnansa, mutta kaarnaa usein tyvellä. Lehtipuilla kaarna/tuohi on tavallisesti jäljellä, mutta runko on alkanut lahota. Puiden oksat ovat pääosin karisseet, ja jäljellä on vain isoimpien oksien rankoja. Osa latvasta on usein pudonnut.
4	Runko pehmennyt, puukko tunkeutuu puuhun helposti kahvaa myöten. Aputuntomerkkejä: Runko pysyy vain kaarnan/tuohen tukemana koossa. Lehtipuilla tavallisesti kaikki oksat karisseet. Puu on useimmiten katkennut, vain tyvipötkelö on pystyssä.
Maapuut	
1	Puuaineekseltaan kova. Puukko tunkeutuu puuhun vain muutaman millimetrin. Aputuntomerkkejä: Kuorellinen, äskettäin kaatunut runko. Mahdolliset epifyytit pystypuiden lajistoa (esim. sormipaisu-karve). Myös kovat, ensin pystyyn keloutuneet ja sitten kaatuneet puut, joissa puuaines ei ole alkanut lahota, kuuluvat yleensä tähän luokkaan.
2	Melko kova. Puukko tunkeutuu puuhun 1–2 cm. Aputuntomerkkejä: Usein vielä kuorellinen puu. Epifyyttejä niukasti, enimmäkseen pystypuiden lajistoa.
3	Melko pehmeä; puukko tunkeutuu puuhun 3–5 cm. Aputuntomerkkejä: Kuori on usein repeillyt ja laajalti irronnut. Epifyyttejä paikoin melko runsaasti, mutta ei kookkaina kasvustoina. Tähän luokkaan kuuluu usein esimerkiksi mänty, josta mantopuu on pitkälle lahonnut ja vain sydänpuu kovaa.
4	Pehmeäksi lahonnut, puukko tunkeutuu puuhun helposti kahvaa myöten. Aputuntomerkkejä: Usein kuoreton ja epifyyttien peittämä runko. Sammalia ja jäkäliä suurina kasvustoina.
5	Hyvin pehmeä, sormin hajoava. Aputuntomerkkejä: Yleensä täysin epifyyttien peittämä. Epifyyteistä suurin osa metsämaan sammalia (esim. seinäsammal, kerrossammal), jäkäliä (esim. poronjäkälet) ja varpuja. Runko erottuu metsämaasta usein vain kohoumana.

läpimittatietojen lisäksi kirjataan puun ulkoasu, josta selviää, onko kuollut puu luonnonpoistumaa vai ihmistoiminnan tuottama (taulukko 1), sekä lahon aste (taulukko 2), kuoren peittävyys 10 %:n luokissa ja maapuiden kohdalla maapuun luokka (tunnus erottelee valtaosin irti maasta olevat puut maassa olevista puista). Lahopuun mittausta oli VMI9:n alkaessa uusi asia, joten mittausten menetelmä on vuosien mittaan kehittynyt. Siten Keski-Suomen ja Pohjois-Savon tulokset (Tomppo ym. 1999a, 1999b) eivät ole täysin vertailukelpoisia myöhempien tuloksien kanssa.

Tietoja lahopuun määrästä ja laadusta julkaistaan valtakunnan metsien inventoinnin tuottamien metsäkeskuksittaisen metsävarakatsausten yhteydessä Metsätieteen aikakauskirja -sarjassa. Tässä artikkelissa esiteltävät tulokset ovat tiivistelmä jo julkaistuista tiedoista (Tomppo ym. 1998, Tomppo ym. 1999a, 1999b, 1999c, 1999d, Tomppo ym. 2000, Korhonen ym. 2000a, 2000b, 2000c). Ne perustuvat yhdeksän eteläisen metsäkeskuksen alueelta metsä- ja kitumaalta mitattuihin yhteensä noin 32 000 koealaan, jotka edustavat 87 254 km²:n aluetta. VMI inventoi kaikki Suomen metsät, joten tuloksissa ovat mukana myös luonnontilaiset metsät suojelualueilla. Koska luonnonmetsiä kuitenkin on hyvin pieni osuus Etelä-Suomen metsistä, tulosten voidaan katsoa edustavan lähinnä keskimääräisiä talousmetsiä.

Lahopuu Etelä-Suomen talousmetsissä: VMI9:n tuloksia

Vähintään 10 cm:n vahvuista kuollutta runkopuuta on inventoidun alueen metsä- ja kitumaalla keskimäärin 2,44 m³/ha.

Tästä määrästä on pystypuuta 0,75 m³/ha ja maapuuta 1,69 m³/ha (taulukko 3).

Lahopuusta on 32 % kuusta ja 37 % mäntyä (taulukko 3), mikä heijastelee alueen elävän puuston puulajisuhteita. Suurin osa sekä kuusesta että männystä on maapuuta. Kuolleesta puusta 13 % on koivua, mutta haapaa ja muita lehtipuita on vähemmän, 3,4 % ja 5,8 %. Koivu, haapa ja muu lehtipuu ovat useammin maapuuta kuin pystypuuta. Pitkälle edenneen lahoamisen vuoksi tunnistamatonta havupuuta, tunnistamatonta lehtipuita ja täysin tunnistamatonta puuta on alueella yhteensä 8,5 % kuolleen puun tilavuudesta.

Inventoiduista alueista eniten kuollutta puuta on Ahvenanmaalla, noin 4,2 m³/ha (taulukko 4). Seuraavaksi eniten sitä on Hämeen-Uudenmaan, Rannikon ja Keski-Suomen metsäkeskusten alueilla, kullakin noin 3,0 m³/ha. Vähiten kuollutta puuta on Etelä-Pohjanmaalla, noin 1,2 m³/ha. Lahopuusta keskimäärin noin 35 % on pystypuuta ja 65 % maapuuta. Pystypuuta on eniten Ahvenanmaalla ja vähiten Etelä-Pohjanmaalla ja Pohjois-Savossa. Maapuuta on eniten Keski-Suomessa ja Pohjois-Savossa, vähiten Etelä-Pohjanmaalla. Kaikilla alueilla on maapuuta enemmän kuin pystypuuta, mutta eri metsäkeskusten välillä on kuitenkin yllättävän suuria eroja pysty- ja maapuun osuuksissa. Pystypuun osuus on suurin Ahvenanmaalla ja Lounais-Suomessa, noin 46 % kummassakin, ja pienin Keski-Suomessa ja Pohjois-Savossa, kummassakin noin 18 %; muissa metsäkeskuksissa osuudet ovat lähempänä keskiarvoa. Maa- ja pystypuun osuuksiin vaikuttanevat sekä metsätaloustoiminnan intensiivisyys että metsien ikärakenne, puulajisuhteet ja metsätuhot. On kuitenkin huomattava, että VMI9:n alussa Pohjois-Savo ja Keski-Suomea inven-

Taulukko 3. Lahopuun keskitilavuus (m³/ha) ja puulajien osuudet (%) kahdeksan metsäkeskuk-
sen alueella (Etelä-Pohjanmaa, Häme-Uusimaa, Keski-Suomi, Kymi, Lounais-Suomi, Pirkanmaa,
Pohjois-Savo, Rannikko) metsä- ja kitumaalla (ei sisällä Ahvenanmaata).

	Pystypuu		Maapuu		Kaikki	
	m ³ /ha	%	m ³ /ha	%	m ³ /ha	%
Mänty	0,31	41,5	0,59	35,2	0,91	37,2
Kuusi	0,24	31,9	0,53	31,7	0,77	31,7
Koivu	0,11	14,2	0,22	12,9	0,33	13,3
Haapa	0,02	3,0	0,06	3,6	0,08	3,4
Muu lehtipuu	0,07	8,8	0,08	4,5	0,14	5,8
Muu havupuu	0,00	0,1	0,00	0,1	0,00	0,1
Tunnistamaton	0,00	0,5	0,21	12,2	0,21	8,5
Yhteensä	0,75	100	1,69	100	2,44	100

Taulukko 4. Kuolleen puun keskitilavuus (m³/ha) ja pysty- ja maapuun osuudet (%) metsä- ja
kitumaalla eri metsäkeskusten alueella.

	Pystypuu		Maapuu		Yhteensä
	m ³ /ha	%	m ³ /ha	%	m ³ /ha
Ahvenanmaa	1,94	46	2,24	54	4,18
Etelä-Pohjanmaa	0,46	39	0,72	61	1,18
Häme-Uusimaa	1,19	39	1,87	61	3,06
Keski-Suomi	0,54	18	2,46	81	3,00
Kymi	0,82	35	1,50	64	2,32
Lounais-Suomi	0,83	46	0,99	54	1,82
Pirkanmaa	0,78	32	1,67	68	2,45
Pohjois-Savo	0,54	18	2,39	82	2,93
Rannikko	1,22	40	1,81	60	3,03

toitaessa maapuu mitattiin, mikäli sen
tyviläpimitta oli vähintään 10 cm. Myö-
hemmin mittausohjetta kehitettiin siten,
että sekä pysty- että maapuusta mitataan
vähintään 10 cm paksut rungon osat.
Tämä muutos lienee osittaisena syynä
maapuun suureen osuuteen näillä kah-
della alueella verrattuna muihin aluei-
siin.

Kuollutta havupuuta on keskimäärin
eniten Rannikon metsäkeskuksen alueel-
la, vähiten Etelä-Pohjanmaalla (taulukko
5). Kuollutta lehtipuuta on eniten Poh-
jois-Savossa, vähiten Etelä-Pohjanmaal-
la. Lehtipuun osuus kuolleesta puusta
vaihtelee metsäkeskusten välillä melko

vähän ja on yleensä noin 20–26 % (tau-
lukko 5). Pirkanmaalla lehtipuuta on
vain 17 %, ja toisaalta Pohjois-Savossa
34 % lahopuusta on lehtipuuta. Kuolleen
lehtipuun suuri osuus Pohjois-Savossa
liittyy alueen pitkään jatkuneeseen
kaski- ja metsälaidunnushistoriaan.

Monille lahoppuhyönteisille ja sienil-
le tärkeitä yli 30 cm paksuja rungon osia
on inventoitujen metsäkeskusten alueel-
la keskimäärin 0,34 m³/ha, joka on 16 %
mitatun runkopuun tilavuudesta (tauluk-
ko 6). Suurin osa järeästä puusta on män-
tyä. Kuusta on lähes yhtä paljon kuin
mäntyä, mutta koivua ja haapaa on huo-
mattavasti niukemmin. Järeästä runko-

Taulukko 5. Kuolleen havu- ja lehtipuun keskitilavuus (m³/ha) eri metsäkeskusten alueella metsä- ja kitumaalla. Tunnistamaton puu ei sisälly tietoihin.

	Pystypuu		Maapuu		Kaikki		Yhteensä
	Havu	Lehti	Havu	Lehti	Havu	Lehti	
Ahvenanmaa	1,33	0,49	1,65	0,54	2,98	1,03	4,01
Etelä-Pohjanmaa	0,31	0,14	0,54	0,14	0,85	0,29	1,14
Häme-Uusimaa	0,91	0,28	1,28	0,50	2,20	0,78	2,98
Keski-Suomi	0,38	0,16	1,76	0,38	2,14	0,54	2,68
Kymi	0,61	0,21	1,11	0,36	1,72	0,57	2,29
Lounais-Suomi	0,63	0,20	0,79	0,19	1,42	0,39	1,81
Pirkanmaa	0,62	0,16	1,35	0,24	1,96	0,40	2,36
Pohjois-Savo	0,36	0,17	1,36	0,70	1,71	0,88	2,59
Rannikko	0,90	0,32	1,41	0,38	2,31	0,70	3,01

Taulukko 6. Kuolleen puuston keskitilavuus (m³/ha) järeysluokittain kahdeksan metsäkeskusten alueella (ks. taulukko 3) metsä- ja kitumaalla (ei sisällä Ahvenanmaata).

	Pystypuu		Maapuu		Yhteensä	
	Rungon osan läpim.		Rungon osan läpim.		Rungon osan läpim.	
	< 30 cm	≥ 30 cm	< 30 cm	≥ 30 cm	< 30 cm	≥ 30 cm
Mänty	0,28	0,03	0,48	0,11	0,76	0,15
Kuusi	0,21	0,03	0,46	0,08	0,67	0,11
Koivu	0,09	0,02	0,20	0,01	0,29	0,03
Haapa	0,01	0,01	0,05	0,01	0,06	0,02
Muu lehtipuu	0,07	0,00	0,07	0,00	0,14	0,00
Muu havupuu	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Tunnistamaton	0,00	0,00	0,17	0,03	0,18	0,03
Yhteensä	0,66	0,09	1,45	0,25	2,11	0,34

puusta on pystypuuta 0,09 m³/ha ja maapuuta 0,25 m³/ha (taulukko 6). Havupuilla järeät rungonosat painottuvat maapuuhun.

Yli 30 cm paksuja rungon osia on eniten Keski-Suomessa, Ahvenanmaalla ja Pohjois-Savossa, vähiten Etelä-Pohjanmaalla (taulukko 7). Eri metsäkeskusten alueella tämä on eri tavoin jakautunut pystypuuhun ja maapuuhun. Esim. Keski-Suomen metsäkeskuksen alueella järeää maapuuta on huomattavasti pystypuuta enemmän, Etelä-Pohjanmaan metsäkeskuksen alueella päinvastoin. Yli 30 cm järeää pystypuuta on eniten Ahvenanmaalla, maapuuta Keski-Suomessa ja Pohjois-Savossa (taulukko 7). Metsäkes-

Taulukko 7. Yli 30 cm paksujen rungon osien keskitilavuus (m³/ha) eri metsäkeskusten alueella metsä- ja kitumaalla.

	Pystypuu	Maapuu	Yhteensä
Ahvenanmaa	0,23	0,29	0,52
Etelä-Pohjanmaa	0,05	0,03	0,08
Häme-Uusimaa	0,14	0,28	0,42
Keski-Suomi	0,10	0,55	0,65
Kymi	0,06	0,17	0,24
Lounais-Suomi	0,11	0,10	0,20
Pirkanmaa	0,06	0,17	0,23
Pohjois-Savo	0,08	0,41	0,49
Rannikko	0,16	0,19	0,35

kusten välillä on huomattavaa vaihtelua myös järeän puuston osuudessa. Järeän puuston osuus kaikesta kuolleesta puusta

Taulukko 8. Luontaisesti syntyneen ja ihmistoinnin aikaansaaman lahopuun kokonaistilavuus (1000 m³) kahdeksan metsäkeskuksen alueella (ks. taulukko 3) metsä- ja kitumaalla (ei sisällä Ahvenanmaata).

	Mänty	Kuusi	Koivu	Haapa	Muu lehtipuu	Muu havupuu	Tunnistamaton	Yhteensä
Pystypuu	2720	2080	919	193	577	6	31	6537
Luontaisesti syntynyt								
Ihmistoinn. aikaansaama	8	16	7	10	3	0	0	43
Maapuu	3893	3320	1249	320	399	9	1548	10736
Luontaisesti syntynyt								
Ihmistoinn. aikaansaama	1294	1347	659	205	257	1	237	3997

Taulukko 9. Lahopuun kokonaistilavuus (1000 m³) lahon asteen mukaan kahdeksan metsäkeskuksen alueella (ks. taulukko 3) metsä- ja kitumaalla (ei sisällä Ahvenanmaata).

Puulaji	1			2			3			4			5			Yhteensä	
	Pystypuu	Maapuu	Yht.	Pystypuu	Maapuu	Yht.	Pystypuu	Maapuu	Yht.	Pystypuu	Maapuu	Yht.	Pystypuu	Maapuu	Yht.	Pystypuu	Maapuu
Mänty	2129	1027	3157	505	889	1393	66	1049	1115	28	1289	1316	939	2729	5190	7919	
Kuusi	1928	1572	3499	142	863	1005	22	901	922	3	886	888	449	2095	4666	6762	
Koivu	235	391	627	301	316	615	246	344	590	154	486	641	369	936	1907	2841	
Haapa	102	123	224	51	96	148	45	77	121	2	154	155	81	200	527	727	
Muu lehtipuu	233	204	437	181	158	338	103	119	223	63	110	173	62	578	656	1234	
Muu havupuu	5	2	9	0	0	0	0	0	0	0	1	1	7	6	10	17	
Tunnistamaton puu	21	58	78	5	107	112	1	264	265	4	433	436	924	31	1783	1816	
Yhteensä	4654	3376	8030	1184	2428	3610	483	2753	3236	254	3357	3608	2830	6576	14739	21317	

on pienin eli 8 % Etelä-Pohjanmaalla, jossa myös lahopuun kokonaismäärä on pienin, ja selvästi suurin eli 22 % Keski-Suomen alueella. Syyt erilaiseen järeän puun määrään eri metsäkeskusten alueilla lienevät erilaisessa metsätalouden historiassa.

Kuolleesta pystypuusta vain hyvin pieni osuus on ihmistoiminnan aikaansaamaa, maapuusta noin neljännes (taulukko 8). Kuolleesta lehtipuusta huomattavasti suurempi osa on ihmistoiminnan aikaansaamaa kuin havupuusta.

Sekä pysty- että maapuiden yleisin lahoasteluokka on luokka 1 (puuainekseltaan kova), joskin maapuuta on lähes yhtä runsaasti luokassa 4 (pehmeäksi lahonnut) (taulukko 9). Maapuut ovat keskimäärin selvästi pystypuita pidemmälle lahonneita. Lehtipuut ovat keskimäärin selvästi havupuita pidemmälle lahonneita. Mänty on puulajeista keskimäärin vähiten lahonnutta.

Lahopuututkimukset luonnonmetsissä

Tiedot lahopuun määrästä ja laadusta erityyppisissä luonnonmetsissä Pohjoismaiden ja Pohjois-Venäjän alueella ovat lisääntyneet huomattavasti 1990-luvulla (ks. Siitonen 1998, 2001). Lahopuuta on mitattu monissa tutkimushankkeissa, joissa tavoitteena on ollut selvittää joko luonnontilaisten metsien rakennetta tai lahopuun määrän ja laadun vaikutuksia eri lajiryhmiin. Mittaustietoja on julkaistu yhteensä useista sadoista luonnontilaisista metsiköistä eri osista Fennoskandiasta. Mitattavien lahopuiden minimiläpimitta on useimmissa tutkimuksissa ollut 10 cm rinnankorkeudelta, joissain tutkimuksissa kuitenkin 5 cm tai 1 cm. Minimiläpimitan pienentäminen alle 10 cm:n ei kuitenkaan luonnonmetsissä yleensä

vaikuta lahopuuston kokonaistilavuutta koskeviin tuloksiin kuin joitain prosentteja. Koska eri tutkimusten tavoitteet ovat vaihdelleet, ovat myös lahopuun mittauksissa käytetyt luokitukset (mm. lahoasteluokitukset) vaihdelleet tutkimuksesta toiseen. Ainoat tunnuksot, jotka ovat vertailukelpoisia lähes kaikkien tutkimusten välillä, ovat tästä syystä lahopuun kokonaistilavuus sekä tilavuuden jakautuminen puulajeittain. Useissa tutkimuksissa lisäksi kuollut pystypuusto ja maapuusto on erotettu toisistaan. Muutamissa tutkimuksissa on myös ilmoitettu lahopuun kokonaistilavuuden jakautuminen läpimittaluokittain tai järeän (vähintään 30 cm:n läpimittaisen) lahopuun osuus kokonaistilavuudesta.

Lahopuun määrä ja laatu luonnonmetsissä

Lahopuun määrä luonnonmetsässä riippuu periaatteessa kolmesta eri tekijästä: kasvupaikan puuntuottokyvystä, joka vaikuttaa lahopuun muodostumisnopeuteen, kuolleiden puiden lahoamisnopeudesta sekä häiriöistä, jotka vaikuttavat lahopuun muodostumisnopeuteen ja metsikön sukkessioon (Harmon ym. 1986, Siitonen 2001). Kullakin kasvupaikalla pitkän aikavälin keskimääräinen tilavuus riippuu periaatteessa lahopuun keskimääräisestä muodostumis- ja lahoamisnopeudesta. Rehevillä kasvupaikoilla ja Etelä-Suomessa on keskimäärin enemmän lahopuuta kuin karuilla kasvupaikoilla ja Pohjois-Suomessa. Häiriöt lisäävät satunnaistekijän tähän muutoin ennalta määräytyneeseen tasapainotilaan. Käytännössä lahopuun tilavuus samankin metsikön sisällä pysyy harvoin pitkiä aikoja tasapainossa, ja eri sukkessiovaiheiden välillä voi olla jopa kymmenkertainen ero kuolleen puuston tilavuudessa.

Vanhoissa tuoreen kankaan kuusivaltaisissa metsissä Fennoskandian etelä- ja keskiboreaalisisissa osissa lahopuun tilavuus vaihtelee eri tutkimusten mukaan suunnilleen välillä 60–120 m³/ha (taulukko 10). Koealakoko ja koealan sijainti metsikössä vaikuttavat huomattavasti metsikkökohtaisiin minimi- ja maksimi-arvoihin. Tutkimuksissa, joissa lahopuun tilavuus on laskettu ja ilmoitettu useiden metsiköiden keskiarvona, tilavuudet näyttävät olevan yleensä suuruusluokkaa 80–90 m³/ha. Pohjoisboreaalisisissa kuusikoissa tilavuudet näyttävät olevan keskimäärin hiukan pienempiä, noin 40–70 m³/ha, ja lähellä metsänrajaa noin 20 m³/ha. Mäntyvaltaisista vanhoista metsistä julkaistut tilavuudet vaihtelevat samoin välillä 60–120 m³/ha; suurin osa tuloksista koskee keskiboreaalista vyöhykettä ja pohjoisboreaalisen vyöhykkeen eteläosia. Lähellä metsänrajaa lahopuun keskitilavuus laskee myös männiköissä noin 20 m³/ha:lla. Jonkin verran tietoja on julkaistu myös palon jälkeen syntyneistä, lehtipuuvaltaisista nuoremista sukkessiovaiheista (taulukko 10). Lahopuun tilavuudet näyttävät olevan näissä metsiköissä keskimäärin pienempiä kuin vastaavan kasvupaikan vanhoissa metsissä vaihdellen yleensä välillä 25–60 m³/ha.

Pystypuun ja maapuun osuus lahopuustosta vaihtelee luonnonmetsissä huomattavasti eri metsiköiden välillä ja riippuu todennäköisesti siitä, mitkä tekijät ovat aiheuttaneet puuston kuolleisuutta lähimenneisyydessä. Kuusivaltaisissa vanhoissa metsissä kuolleen pystypuuston osuuden on havaittu vaihtelevan välillä 9–46 % (taulukko 10). Keskimäärin pystypuuston osuus on kuitenkin noin 30 % ja maapuuston noin 70 %. Mäntyvaltaisissa vanhoissa metsissä kuolleen pystypuuston osuuden on havaittu vaihtelevan välillä 20–60 %. Selvä ero kuusivaltaisiin metsiin on siinä, että

männiköissä kuolleen pystypuuston osuus on keskimäärin suurempi, jopa lähes 50 % lahopuun kokonaistilavuudesta.

Luonnonmetsissä suurin osa lahopuuston kokonaistilavuudesta näyttää yleensä kuuluvan läpimittaluokkiin 20–29 ja 30–39 cm (Sippola ym. 1998, Jonsson 2000, Siitonen ym. 2000, 2001). Vanhoissa kuusivaltaisissa metsissä etelä- ja keskiboreaalisisissa vyöhykkeessä järeät, vähintään 30 cm:n läpimittaiset puut muodostivat 42–54 % lahopuuston kokonaistilavuudesta ja alle 10 cm:n puut vain 1,7–2,7 %. Järeiden puiden osuus tilavuudesta vaihteli välillä 33–63 % neljässä vanhassa metsässä keskiboreaalisisissa Ruotsissa (Lämås ja Fries 1995). Pohjoisboreaalisisissa vyöhykkeessä Suomen Lapissa järeiden puiden osuus tilavuudesta oli keskimäärin 22 % sekä vanhoissa kuusivaltaisissa että mäntyvaltaisissa metsissä ja 33 % kuusivaltaisissa lehdoissa (Sippola ym. 1998).

Tarkastelua

Ruotsissa lahopuumittaukset on sisällytetty valtakunnan metsien inventointiin vuodesta 1994 lähtien. Periaatteessa inventointimenetelmä on samanlainen kuin Suomessa, eli vähintään 10 cm:n läpimittainen lahopuu on mitattu ympyräkoealoilta, jotka puolestaan on perustettu koko maan kattavaa systemaattista ryväsotantaa käyttäen. Ruotsissa koko maan talousmetsiä koskevat tulokset on julkaistu perustuen 22 582 koealan aineistoon (Fridman ja Walheim 2000). Lahopuun keskitilavuus talousmetsissä oli 6,1 m³/ha. Lahopuun määrä vaihteli ikäluokkien välillä siten, että keskimäärin vähiten lahopuuta oli nuorimmissa, 40-vuotiaissa ja sitä nuoremmissa metsissä (3,5 m³/ha), ja eniten vanhimmissa,

Taulukko 10. Lahopuun tilavuus eri tyyppisissä luonnonmetsissä Fennoskandiassa ja Pohjois-Venäjällä. Metsät on taulukossa järjestetty vanhoihin kuusivaltaisiin, mäntyvaltaisiin ja nuorempiin lehtipuvaltaisiin metsiin sekä kunkin ryhmän sisällä edelleen niiden sijainnin mukaan etelästä pohjoiseen. Metsäkasvillisuusvyöhykkeistä käytetyt lyhenteet: HB = hemiboreaalin, EB = eteläboreaalin, KB = keskiboreaalin, PB = pohjoisboreaalin (Ahti ym. 1968). Vallitseva puulaji sekä sekapuuna esiintyneet puulajit (osuus puuston tilavuudesta oli vähintään 20 %): ha = haapa, ko = koivu, ku = kuusi, mä = mänty. Metsikön ikä (silloin kun se on ilmoitettu alkuperäisjulkaisussa) tarkoittaa joko valtapuiden keski-ikää tai aikaa edellisestä metsikön uudistumiseen johtaneesta häiriöstä; symbolilla ~ merkityt iät ovat vain suuntaa-antavia. Korkeus mpy = korkeus merenpinnan yläpuolella. Jos lahoppuun tilavuus on alkuperäisjulkaisussa ilmoitettu useista eri metsiköistä samalta alueelta, esitetään mitattujen metsiköiden määrä sekä lahoppuun keskitilavuus \pm keskihajonta. Lähde: Siitonen (2001), Ecological Bulletins.

Metsikön tyyppi (metsäkasvillisuusvyöhyke, kasvupaikkatyyppi, vallitsevat puulajit)	Metsikön ikä, v	Maa	Leveyspiiri, pituuspiiri	Korkeus mpy, m	Metsi- köitä, kpl	Mitat- tu pinta-ala per met- sikkö, ha	Minimi- läpimitta, cm	Pysty- puut	Maapuut m ³ ha ⁻¹	Yhteensä	Viite
Vanhat kuusivaltaiset metsät											
HB, tuore, ku	~ 200	Ruotsi	60°N, 17°E	50	1	0,16	5	-	73	-	Andersson ja Hyttborn (1991)
EB, tuore, ku, pihta	~ 500	Venäjä, Komi	61°30'N, 58°E	170–290	4	0,1	1	28	117	145±30	Kuuluvainen ym. (1998)
KB, tuore, ku, mä	196	Ruotsi	62°N, 15°E	410	1	0,42	10	60	71	133	Linder (1998)
KB, tuore, ku	133	Ruotsi	62°30'N, 15°30'E	390	1	0,13	10	16	105	121	Linder ym. (1997)
EB, tuore, ku, mä	143–307	Suomi	62°N, 23–24°E	140–170	7	1,0	5	40	71	101±15	Siitonen ym. (2000a)
KB, lehtomainen–tuore, ku, mä	~ 200	Venäjä, Karjala	62°30'N, 37°E	150–180	9	0,15	5	26	66	89±23	Siitonen ym. (2000b)
KB, korpi, ku	170–296	Suomi	64°N, 29°E	200–220	6	0,31	10	32	58	90±14	Siitonen ja Saaristo (2000)
KB, tuore, ku	210–250	Ruotsi	64°N, 18°30'–19°30'E	250–350	2	0,44; 0,75	10	-	-	45, 48	Lämäs ja Fries (1995)
KB, moist, ku	210–250	Ruotsi	64°N, 18°30'–19°30'E	250–350	2	0,28; 0,26	10	-	-	81, 92	Lämäs ja Fries (1995)
PB, tuore, ku	140	Ruotsi	65°N, 18°30'E	450	1	0,13	10	18	40	58	Linder ym. (1997)
PB, tuore, ku, mä	151	Ruotsi	65°N, 19°E	340	1	0,13	10	24	48	72	Linder ym. (1997)
PB, tuore, ku	~ 500	Ruotsi	65°30'N, 16°E	420–700	32	0,03	5	7	72	79	Linder (1986)
PB, tuore, ku	176	Ruotsi	65°30'N, 16°E	550	1	0,13	10	12	59	71	Linder ym. (1997)
PB, tuore, ku	~ 300	Suomi	65°30'N, 28°E	270–355	5	1,26	5	15	37	51±27	Sippola ym. (2000)
PB, tuore, ku, mä	~150–500	Suomi	65°30'N, 29–30°E	245–325	174	0,1–0,4	5	19	57	77	Kumpulainen ja Veteläinen (2000)
PB, tuore, ku, ko	~ 500	Ruotsi	66°30'N, 21°30'E	~ 250	29	0,1–0,5	15	0,5–13	17–65	39	Jonsson (2000)
PB, tuore, ku	245	Ruotsi	66°30'N, 22°E	290	1	0,13	10	31	34	65	Linder ym. (1997)
PB, tuore, ku	180–195	Suomi	65–68°N, 24–29°E	100–300	8	0,1–0,5	1	5	47	52 ^a	Sirén (1955)
PB, tuore, ku	240–270	Suomi	65–68°N, 24–29°E	100–300	8	0,1–0,5	1	15	115	130 ^a	Sirén (1955)
PB, tuore, ku, ko	~ 500	Suomi	67°30'N, 24°E	160	1	0,2	5	-	-	32	Siitonen (1994)
PB, tuore, ku, ko	~ 500	Suomi	68°N, 24–27°E	275–380	5	1,0	1	6	13	19±7	Sippola ym. (1998)
PB, lehto, ku, ko	~ 500	Suomi	68°N, 24–27°E	270–350	4	1,0	1	13	47	60±14	Sippola ym. (1998)

Vanhat mäntyvaltaiset

KB, tuore-kuiva, mä	140	Ruotsi	62°N,15°E	410	1	0,42	10	57	38	95	Linder (1998)
KB, kuiva, mä	117	Ruotsi	62°30'N,15°30'E	405	1	0,13	10	70	50	120	Linder ym. (1997)
EB, kuivahko, mä	150–200	Suomi	62°30'N,30°E	150	2	1,0	5	14–19	35–43	54–57	Rouvinen ja Kuuluvainen (1999)
KB, tuore, mä	270	Ruotsi	63°30'N,17°30'E	320	1	0,13	10	17	68	85	Linder ym. (1997)
KB, tuore, mä, ku	120–184	Suomi	64°N,29°E	200–300	5	0,2	10	46	52	99	Kallio (1999)
KB, tuore, mä	135–375	Venäjä, Karjala	65°N,30°E	140–230	16	0,2	10	29	51	80±31	Karjalainen (2000)
KB, kuivahko–kuiva, mä	135–375	Venäjä, Karjala	65°N,30°E	140–230	11	0,2	10	25	31	55±18	Karjalainen (2000)
PB, kuivahko–tuore, mä, ku	~150–500	Suomi	65°30'N,29–30°E	245–325	27	0,1–0,4	5	35	62	97	Kumpulainen ja Vereläinen (2000)
PB, kuivahko, mä	~150–500	Suomi	65°30'N,29–30°E	245–325	33	0,1–0,4	5	32	79	111	Kumpulainen ja Vereläinen (2000)
PB, tuore, mä	270	Ruotsi	66°N,20°30'E	285	1	0,13	10	35	31	66	Linder ym. (1997)
PB, tuore–kuiva, mä	~200–350	Suomi	68–69°N,24–28°30'E	150–335	20	1,0	1	7	12	19±11	Sippola ym. (1998)

Nuoremmat lehtipuuvallat

KB, tuore, ko, ku, ha	88	Ruotsi	61°30'N,15°30'E	310	1	0,13	10	31	80	111	Linder ym. (1997)
KB, tuore, ha, ko	97	Ruotsi	62°N,15°30'E	315	1	0,13	10	19	50	69	Linder ym. (1997)
PB, tuore, ko	108	Ruotsi	65°30'N,16°E	560	1	0,13	10	12	16	28	Linder ym. (1997)
PB, tuore, ku, ko	~130	Ruotsi	65°30'N,16°E	550	19	0,03	5	12	35	47	Linder (1986)
PB, tuore, ko, ku	80–104	Suomi	65–68°N,24–29°E	100–300	8	0,1–0,5	1	3	60	63 ^a	Sirén (1955)
PB, tuore, ku, ko	125–150	Suomi	65–68°N,24–29°E	100–300	11	0,1–0,5	1	4–7	19–38	23–45 ^a	Sirén (1955)

Myrskytuhoalueet

EB, tuore, ku	185 (25)	Suomi	62°N,23–24°E	140–170	1	1	5	52	132	184 ^b	Siitonen ym. (2000a)
KB, tuore, ku	245	Ruotsi	63°N,18°E	285	1	0,13	10	35	166	201 ^b	Linder ym. (1997)

^aTilavuus laskettiin Sirénin (1955) taulukoissa esittämän kuolleen puuston läpimittaluokittaisen runkoluvun perusteella käyttäen tilavuusyhtälöitä (Laasasenaho 1982). Kullekin 5 cm:n läpimittaluokalle käytettiin keskiläpimittana luokan keskiarvon alapuolella olevaa täyttä senttiä, esim. 7 cm:n läpimittaluokalle 5–10 cm. Lisäksi oletettiin, että puolet pitkälle lahonneiden maapuiden (lahoasteet 3–4 alkuperäisjulkaisussa) sekä pystyyn kuolleiden koivujen (osaksi pötkelöitä) tilavuudesta oli jäljellä. Koivumaapuiden tilavuus laskettiin maapuuksusten tilavuuden sekä koivu/kuusimaapuiden lukumääräsuhteen avulla.

^bAikaa myrskytuhosta ei ole ilmoitettu alkuperäisjulkaisuissa; julkaisematon tieto sekä Linder (henk.koht. tiedonanto).

yli 140-vuotiaissa metsissä (15,9 m³/ha). Suomen VMI:n lahoppuaineistosta kuuden eteläisen metsäkeskuksen alueelle lasketut tulokset kertovat, että lahoppuuta on suojelualueiden ulkopuolella 1,3 m³/ha 0–60-vuotiaissa metsissä, 2,6 m³/ha 61–100-vuotiaissa metsissä ja 3,3 m³/ha yli 100-vuotiaissa metsissä (Metsien suojelun ... 2000). Ruotsin keskitilavuoksissa oli myös huomattavaa alueellista vaihtelua siten, että lahoppuun määrä kasvoi etelästä pohjoiseen. Vähiten lahoppuuta (3,5 m³/ha) oli hemiborealisessa vyöhykkeessä Etelä-Ruotsissa, ja eniten pohjoisborealisessa vyöhykkeessä Keski-Ruotsin korkeilla alueilla sekä Pohjois-Ruotsissa (9,7 m³/ha). Tämä johtuu siitä, että pohjoisborealisessa vyöhykkeessä metsät ovat keskimäärin selvästi vanhempia ja vähemmän käsiteltyjä kuin maan eteläosissa. Suomessa VMI9 kattaa vasta Etelä-Suomen alueen, eikä lahopputuloksia ole laskettu metsäkasvillisuusvyöhykkeittäin. Todennäköisesti lahoppuun määrät vaihtelevat kuitenkin samaan tapaan kuin Ruotsissa, eli on odotettavissa, että lahoppuun keskitilavuudet ovat selvästi Etelä-Suomen keskiarvoa (2,4 m³/ha) korkeampia Kainuussa, Pohjois-Pohjanmaalla ja Lapissa.

Luonnonmetsissä lahoppuuta muodostuu jatkuvasti erilaisten häiriöiden seurauksena. Metsikön uudistumiseen johtavat voimakkaat häiriöt, kuten metsäpalot tai myrskytuhot, voivat muuttaa kerralla suuren osan metsikön elävästä puustosta kuolleeksi puuksi. Luonnonmetsissä lahoppuun määrä onkin suurimmillaan sukkession alkuvaiheessa heti metsikön uudistumiseen johtaneen häiriön jälkeen. Häiriössä kuollut puusto sekä häiriön jälkeen kuolevat edellisen puusukupolven puut ovat uudistuvassa metsikössä tärkein lahoppuun lähde lähes sadan vuoden ajan (Spies 1988, Lee ym. 1997, Sturtevant ym. 1997). Uusi puusukupol-

vi tuottaa aluksi vain vähän lahoppuuta lähinnä puiden välisen kilpailun ja metsikön itseharvenemisen kautta. Varttuneessa metsässä puiden ikääntyminen ja ulkoiset häiriöt, kuten sieni- ja hyönteistuhot, lumituhot, tuulenkaadot yms. lisäävät puuston kuolleisuutta. Vanhassa metsässä puuston vuotuinen kasvu ja kuolleisuus ovat yleensä keskimäärin yhtä suuria. Samoin uuden lahoppuun muodostumisnopeus ja vanhan lahoppuun lahoamisnopeus voivat saavuttaa epävakaa tasapainotilan, jolloin myös lahoppuun määrä voi pysyä vanhassa metsässä pitkään suunnilleen samalla tasolla (Siitonen 1998, 2001).

Talousmetsissä eri metsänhoitotoimet ovat vähentäneet lahoppuun määrää sekä yksittäisen metsikön että maiseman tasolla. Harvennushakkuissa pyritään ottamaan talteen kilpailussa alle jääneet ja heikentyneet puut eli ne puut, jotka kuolisivat todennäköisimmin metsikön itseharvenemisen tai tuhojen vuoksi ja tuottaisivat uutta lahoppuuta. Puiden ikääntymisen ja ulkoisten häiriötekijöiden (kuten sieni- ja hyönteistuhojen) aiheuttama kuolleisuus lisääntyy yleensä metsikön iän myötä. Talousmetsissä noudatettavat suhteellisen lyhyet kiertoajat katkaisevat tämän kehityksen jo paljon ennen kuin järeäläpimittaista kuollutta puustoa alkaa merkittävässä määrin kertyä. Päätehakkuussa otetaan talteen koko metsikön käyttökelpoinen runkopuusto – täydellisenä vastakohtana metsikön uudistumiseen johtaville luontaisille häiriöille, joissa lähes koko häiriötä edeltävä puusto säilyy lahoppuun muodossa pitkään paikalla. Lisäksi uudistuslalla mahdollisesti olevat pitkälle lahonneet maapuut hajoavat yleensä maanmuokkauksessa. Koko puuston poistaminen päätehakkuussa sekä katkaisee eri lahoasteissa olevan lahoppuun jatkuvan saatavuuden paikalla että vaikuttaa oleellisesti laho-

puun määrään sukkession alkuvaiheessa ja uuden lahopuun muodostumiseen metsikön kehityksen kuluessa. Lisäksi maapuun osuus kuolleesta puusta jää pieneksi, koska paikalle ei pääse pitkän ajan kuluessa muodostumaan lahopuujatkumoa. Talousmetsän lahopuuston puulajikoostumus taas riippuu paljolti siitä, mitä puulajia metsikössä kasvataan ja mitä sieltä korjataan.

Uusissa metsänhoitosuosituksissa on kiinnitetty huomiota lahopuuston säästämiseen ja lisäämiseen talousmetsissä. Sekä Metsähallituksen (Savonmäki ja Korhonen 1997) että Tapion (Häggman 2000, Hyvän metsänhoidon ... 2001) suositusten mukaan olemassaoleva lahopuusto (kelot, pökölöt ja maapuut) tulisi pääsääntöisesti säästää päätehakkussa. Uuden lahopuuston muodostuminen turvataan jättämällä hakkuualalle eläviä säästöpuita, jotka myöhemmin kuollessaan tuottavat uutta järeäläpimittaista lahopuuta. Tapion ohjeissa säästöpuiden määrällinen suositus on keskimäärin vähintään viisi puuta hehtaarilla, kuitenkin niin, että määrä voi vaihdella suuresti eri hakkuualojen välillä, ja säästöpuut tulisi jättää ryhmiin tai monimuotoisuuden kannalta tärkeiden elinympäristöjen yhteyteen. Viisi säästöpuuta hehtaarilla on otettu keskimääräiseksi minimivaihtoehteksi myös FFCS:n metsäsertifiointikriteereihin (Suomen metsäsertifiointijärjestelmän ... 1999). Sertifiointikriteereissä säästöpuihin ei lasketa metsälain erityisen tärkeisiin elinympäristöihin tai muihin arvokkaisiin elinympäristöihin jätettävää puustoa.

Luonnonhoitotavoitteiden toteutumista on myös seurattu systemaattisesti sekä valtionmailla vuodesta 1994 lähtien että yksityismailla vuodesta 1995 lähtien (ks. Rissanen 1999, Kotiharju ja Niemelä 2000, Hänninen 2001). Yksityisten ja yhtiöiden metsissä uudistusaloille jätet-

tyjen elävien säästöpuiden ja muun säästetyn ainespuun määrä on ollut keskimäärin noin 3,4 m³/ha ja lahopuun määrä noin 0,8 m³/ha. Metsähallituksen mailla elävien säästöpuiden ja kuolleen pystypuun määrä yhteensä on ollut keskimäärin noin 5,6 m³/ha ja kuolleen maapuun määrä noin 1,9 m³/ha. Jos uudistusalalle säästettyyn puustoon lasketaan lisäksi mukaan luontokohteisiin jätetty puusto (tilavuus laskettuna keskimäärin uudistusalan hehtaaria kohti), on elävää ja kuollutta säästöpuustoa yksityisten ja yhtiöiden metsissä jätetty 1990-luvun lopussa keskimäärin 6,8 m³/ha ja Metsähallituksen metsissä 11,6 m³/ha. Nämä tilavuudet ovat noin kolmin–viisinkertaiset tämänhetkiseen Etelä-Suomen talousmetsien keskiarvoon nähden, mikä viittaisi siihen, että lahopuun määrät ovat keskimäärin kasvamassa. Tämä riippuu kuitenkin siitä, kuinka nopeasti säästöpuut kuolevat ja lahoavat, korjataaneko säästöpuita myöhemmin hakkuissa tai esim. polttopuiksi, ja kuinka paljon lahopuuta muodostuu ja jätetään myöhemmin harvennushakkuissa. Pitkän aikavälin mahdolliset muutokset metsäkeskustaisissa lahopuun keskitilavuuksissa voidaan luotettavasti todeta seuraavien valtakunnan metsien inventointien tulosten avulla.

Kirjallisuus

- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 169–211.
- Andersson, L.I. & Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood – a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14: 121–130.
- Franklin, J.F., Shugart, H.H. & Harmon, M.E. 1987. Tree death as an ecological process. The causes, consequences, and

- variability of tree mortality. *BioScience* 37: 550–556.
- Fridman, J. & Walheim, M. 1997. Död ved i Sverige – statistik från rikskogstaxeringen. Sveriges Lantbruksuniversitet, Institutionen för skoglig resurshushållning och geomatik, Umeå. 14 s.
- & Walheim, M. 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management* 131: 23–36.
- Harmon, M.E. & Chen, H. 1991. Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. Comparing a deciduous forest in China and a conifer forest in Oregon. *BioScience* 41: 604–610.
- , Ferrel, W.K. & Franklin, J.F. 1990. Effects on carbon storage of conversion of old-growth forest to young forest. *Science* 247: 699–702.
- , Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Andersson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K. & Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133–302.
- Harvey, A.E., Larsen, M.J. & Jurgensen, M.F. 1979. Comparative distribution of ectomycorrhizae in soils of three western Montana forest habitat types. *Forest Science* 24: 203–208.
- Hofgaard, A. 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science* 4: 601–608.
- Hyvän metsänhoidon suositukset. 2001. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio, Helsinki. 95 s.
- Hägman, B. (toim.) 2000. Metsäluonnon hoidon perusteet, 2. uudistettu painos. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio, Helsinki. 115 s.
- Hörnberg, G., Ohlson, M. & Zackrisson, O. 1997. Influence of bryophytes and micro-relief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1015–1023.
- Jonsson, B.G. 2000. Patterns of availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 11: 51–56.
- Jurgensen, M.F., Harvey, A.F., Graham, R.T., Pagedumroese, D.S., Tonn, J.R., Larsen, M.J. & Jain, J.T. 1997. Impacts of timber harvesting on soil organic matter, nitrogen, productivity and health of inland northwest forests. *Forest Science* 43: 234–251.
- Kallio, E. 1999. Luonnontilaisten, harsittujen ja talouskäyttöön kunnostettujen vanhojen mäntyvaltaisten metsien rakenteellinen monimuotoisuus Kuhmossa. Pro Gradu -työ, Metsäekologian laitos, Helsingin yliopisto.
- Karjalainen, L. 2000. Lahopuun määrä, laatu ja vaihtelu luonnontilaisen kaltaisessa vanhassa metsässä Vienansalossa, Venäjän Karjalassa. Pro Gradu -työ, Metsäekologian laitos, Helsingin yliopisto.
- Korhonen, K.T., Tomppo, E., Henttonen, H., Ihalainen, A. & Tonteri, T., 2000. Lounais-Suomen metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1964–98. *Metsätieteen aikakauskirja* 2B/2000: 337–411.
- , Tomppo, E., Henttonen, H., Ihalainen, A. & Tonteri, T., 2000. Hämeen-Uudenmaan metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1965–99. *Metsätieteen aikakauskirja* 2B/2000: 489–566.
- , Tomppo, E., Henttonen, H., Ihalainen, A., Tonteri, T. & Tuomainen, T. 2000. Pirkanmaan metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1965–1999. *Metsätieteen aikakauskirja* 4B/2000: 661–739.
- Kotiharju, S. & Niemelä, H. 2000. Talousmetsien luonnonhoidon laadun arviointi. Seurantareportti. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapion julkaisusarja 10/2000. 19 s. + liitteet.
- Kropp, B.R. 1982. Rotten wood as mycorrhizal inoculum for containerized western hemlock. *Canadian Journal of Forest Research* 12: 428–431.
- Kumpulainen, K. & Veteläinen, P. 2000. Puustoinventointi. Julkaisussa: Virkkala,

- R. & Anttila, I. (toim.). Etelä-Kuusamon vanhojen metsien ja soiden luontoinventointi. Pajupuronsuo, Romevaara, Närängänvaara, Virmajoki. Alueelliset ympäristöjulkaisut 153: 24–50.
- Kuuluvainen, T., Syrjänen, K. & Kalliola, R. 1998. Structure of pristine spruce taiga in north-eastern Europe. *Journal of Vegetation Science* 9: 563–574.
- Laasasenaho, J. 1982. Taper-curve and volume functions for pine, spruce and birch. *Communiciones Instituti Forestaliae Fenniae* 108: 1–74.
- Larsen, M.J., Harvey, A.E. & Jurgensen, M.F. 1980. Residue decay processes and associated environmental functions in northern Rocky Mountain forests. USDA Forest Service General Technical Report INT-90. s. 157–174.
- Lee, P.C., Crites, S., Nietfeld, M., Nguyen, H.V. & Stelfox, J.B. 1997. Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. *Ecological Applications* 7: 691–701.
- Linder, P. 1986. Kirjesålandet. En skogsbiologisk inventering av ett fjällnära urskogsområde i Västerbottens län. Sveriges Lantbruksuniversitet, institutionen för skoglig ståndårtslära, Umeå. 108 s.
- , 1998. Structural changes in two virgin boreal forest stands in central Sweden over 72 years. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 451–461.
- , Elfving, B. & Zackrisson, O. 1997. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* 98: 17–33.
- Luonnonläheinen metsänhoito. 1994. Metsänhoitosuositukses. Metsäkeskus Tapion julkaisuja 6/1994. 72 s.
- Lämås, T. & Fries, C. 1995. An integrated forest inventory in a managed north-Swedish forest landscape for estimating growing stock and coarse woody debris. *Julkaisussa: Köhl, M., Bachmann, P., Brassel, P. & Preto, G. (toim.). The Monte Verità conference on forest survey designs. Simplicity versus efficiency and assessment of non-timber resources. Swiss Federal Institute for Snow and Landscape research, Birmensdorf.* s. 296–311.
- Metsien suojelun tarve Etelä-Suomessa ja Pohjanmaalla. 2000. Etelä Suomen ja Pohjanmaan metsien suojelun tarve -työryhmän mietintö. Suomen ympäristö 437. 284 s.
- Rassi, P., Alanen, A., Kanerva, T. & Mannerkoski, I. (toim.). 2000. Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Ympäristöministeriö, Helsinki, 432 s. Uhanalaisten lajien II seurantatyöryhmä, esipainos.
- Rissanen, K. 1999. Luonnonhoidon seuranta Metsähallituksessa 1994–1998. Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja 23/1999. 41 s.
- Rouvinen, S. & Kuuluvainen, T. 2001. Amount and spatial distribution of standing and down dead trees in two sites of different fire history in a mature *Pinus sylvestris* forest. *Ecological Bulletins* 49 (painossa).
- Siitonen, J. 1994. Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici* 31: 89–95.
- 1998. Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle – kirjallisuuskatsaus. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 705: 131–175.
- 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49 (painossa).
- & Saaristo, L. 2000. Habitat requirements of a threatened boreal old-growth species, *Pytho kolwensis* Sahlberg (Coleoptera, Pythidae), in Finland. *Biological Conservation* 94: 211–220.
- , Martikainen, P., Punttila, P. & Rauh, J. 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128: 211–225.
- , Penttilä, R. & Kotiranta, H. 2001. Decaying wood, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozersky National Park, Russian

- Karelia. Ecological Bulletins 49 (painossa).
- Sippola, A.-L., Siitonen, J. & Kallio, R. 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 204–214.
- , Lehesvirta, T. & Renvall, P. 2001. Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland. *Ecological Bulletins* 49 (painossa).
- Sirén, G. 1955. The development of spruce forest on raw humus sites in northern Finland and its ecology. *Acta Forestalia Fennica* 62: 1–363.
- Spies, T.A., Franklin, J.F., Thomas, T.B. 1988. Coarse woody debris in douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology* 69: 1689–1702.
- Sturtevant, B.R., Bissonette, J.A., Long, J.N. & Roberts, D.W. 1997. Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecological Applications* 2: 262–274.
- Suomen metsätalouden tila 2000. Kestävän metsätalouden kriteerit ja indikaattorit. MMM:n julkaisuja 5/2000. 104 s.
- Suomen metsäsertifiointijärjestelmän standardiluonnokset. 1999. Suomen Metsäsertifiointi Ry, Helsinki. 112 s.
- Tomppo, E., Henttonen, H., Korhonen, K.T., Aarnio, A., Ahola, A., Heikkinen, J., Ihalainen, A., Mikkilä, H., Tonteri, T. & Tuomainen, T. 1998. Etelä-Pohjanmaan metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1968–1997. *Metsätieteen aikakauskirja* 2B/1998: 293–374.
- , Henttonen, H., Korhonen, K.T., Aarnio, A., Ahola, A., Ihalainen, A., Heikkinen, J., & Tuomainen, T. 1999a. Keski-Suomen metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1967–1996. *Metsätieteen aikakauskirja* 2B/1999: 309–387.
- , Henttonen, H., Korhonen, K.T., Aarnio, A., Ahola, A., Heikkinen, J., & Tuomainen, T. 1999b. Pohjois-Savon metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1967–1996. *Metsätieteen aikakauskirja* 2B/1999: 389–462.
- , Korhonen, K.T., Henttonen, H., Ihalainen, A., Tonteri, T. & Heikkinen, J. 1999. Kymen metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1966–1998. *Metsätieteen aikakauskirja* 3B/1999: 603–681.
- , Korhonen, K.T., Ihalainen, A., Tonteri, T., Heikkinen, J. & Henttonen, H. 1999. Ålands skogar och deras utveckling 1963–1997. *Metsätieteen aikakauskirja* 4B/1999: 785–849.
- , Korhonen, K.T., Ihalainen, A., Tonteri, T., Heikkinen, J. & Henttonen, H. 2000. Skogstillgångarna inom Kustens skogscentral och deras utveckling 1965–98. *Metsätieteen aikakauskirja* 1B/2000: 83–232.
- Valtakunnan metsien 9. inventointi (VMI9). 1999. Maastotyön ohjeet 1999. Häme-Uusimaa, Pirkanmaa ja Etelä-Savo. Metsäntutkimuslaitos, Helsinki. 145 s.

4 Avainbiotoopit Etelä-Suomessa: valtakunnan metsien 9. inventoinnin tuloksia

Tiina Tonteri

Johdanto

Nykyinen metsälaki, joka sisältää säädöksiä luonnon monimuotoisuuden kannalta erityisen tärkeiden elinympäristöjen eli avainbiotooppien suojelusta, tuli voimaan vuoden 1997 alussa (ks. esim. Meriluoto ja Soininen 1998, Hänninen 2001). Metsälaki ja siihen liittyvä metsäasetus määrittelevät suojeltavat elinympäristötyypit, asettavat joukon näihin elinympäristöihin liittyviä kriteerejä esim. pienialaisuuden, luonnontilaisuuden tai kasvupaikan puuntuottokyvyn suhteen, sekä määrittävät näissä elinympäristöissä tehtävistä metsätaloustoimenpiteistä.

Tietoja näiden erityisen tärkeiden elinympäristöjen määrästä ja laadusta tarvitaan sekä niiden säilyttämisen suunnittelemiseksi että suojelun taloudellisten vaikutusten arvioimiseksi. Suomessa luonnon monimuotoisuuden kannalta tärkeitä elinympäristöjä ja niiden suojelun toteutumista arvioidaan kolmella eri taholla. Metsähallitus seuraa talousmetsien luonnonhoidon laatua valtion metsissä alue-ekologisen suunnittelun yhteydessä, Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio ja metsäkeskukset taas suorittavat vastaavia arviointeja yksityismetsissä (ks. esim. Rissanen 1999, Kotiharju ja Niemelä 2000, Hänninen 2001) sekä tekevät metsäluonnon monimuotoisuudelle tärkeiden elinympäristöjen kartoitusta

(Tenhola ja Yrjönen 1999). Metsäntutkimuslaitoksen suorittama valtakunnan metsien inventointi (VMI) pyrkii puolestaan tuottamaan avainbiotoopeista valtakunnanlaajuisen kokonaiskuvan.

VMI:n avainbiotooppien arviointi tähtää mahdollisimman tehokkaaseen avainbiotooppien määrän ja laadun estimointiin suoraluetasolla. Pyrkimyksenä on arvioida sekä metsälain tarkoittamien luonnon monimuotoisuuden kannalta erityisen tärkeiden elinympäristöjen, ns. lakikohteiden (Meriluoto ja Soininen 1998), että muiden samoihin biotooppi-tyyppeihin kuuluvien sellaisten kohteiden, jotka eivät täytä metsälain kriteerejä, määrää. Tiedolla e.m. elinympäristö-tyyppeihin kuuluvien alueiden kokonaismäärästä on merkitystä, kun arvioidaan eri biotooppityyppien arvoa luonnon monimuotoisuuden säilyttämisen kannalta ja suunnitellaan kullekin biotooppityypille sopivaa suojelukriteeristöä ja suojelun tasoa.

Tietoja avainbiotooppien määrästä ja laadusta julkaistaan valtakunnan metsien inventoinnin tuottamien metsäkeskuksitaisten metsävarakatsausten yhteydessä Metsätieteen aikakauskirja -sarjassa. Tässä artikkelissa esiteltävät tulokset ovat tiivistelmä jo julkaistuista tiedoista (Tomppo ym. 1998, Tomppo ym. 1999a, 1999b, 1999c, 1999d, Tomppo ym. 2000, Korhonen ym. 2000a, 2000b, 2000c). Ne perustuvat yhdeksän eteläisen metsäkeskuksen alueelta mitattuihin yhteensä 32 837 koealaan, jotka edustavat 91 093 km²:n aluetta. VMI kattaa

koko Suomen metsät, joten tuloksissa ovat mukana myös suojelualueiden metsät. Metsävarakatsausten yhteydessä tulokset raportoidaan erikseen suojelualueille ja suojelualueiden ulkopuolella oleville metsille.

Avainbiotooppien arviointi valtakunnan metsien inventoinnissa

VMI:n otanta on nykyisin systemaattinen ryväsotanta, jossa rypäät sijaitsevat maastossa tasaisin välein. Kussakin rypäässä on 11–18 koealaa (Valtakunnan metsien... 1999). Avainbiotoopit arvioidaan sekä metsä-, kitu- että joutomaalla 30 metrin säteellä koealan keskipisteestä. Arvioitavia muuttujia ovat:

Avainbiotoopin luokka. Metsälaki määrittelee seitsemän erityisen tärkeää elinympäristötyyppiä. VMI:ssä nämä on nykyisin edelleen jaettu 33 luokkaan biologisin, geologisin, hydrologisin ym. perustein.

Avainbiotoopin luonnontilaisuus, jota arvioidaan kyseisen biotoopin luonteen säilymisen kannalta. Neljä luokkaa.

Huomioionottaminen jo tehdyssä metsänkäsittelyssä. Arvioidaan paikalla jo tehtyjä toimenpiteitä avainbiotoopin luonteen säilymisen kannalta. Avainbiotooppi ja suojavyöhykkeen olemassaolo arvioidaan erikseen. Seitsemän luokkaa.

Avainbiotoopin arvo erottelee metsälain tarkoittamat kohteet, muut arvokkaat elinympäristöt ja vähäarvoiset kohteet. Kolme luokkaa.

Pinta-ala 30 m säteisellä ympyräkoelalla (n. 28 aaria).

Avainbiotooppien inventointi liitettiin VMI:n mittausohjelmaan 9. inventoinnin (VMI9) alkaessa vuonna 1996. Koska metsälaki tuli voimaan vasta vuonna 1997, toimittiin VMI9:n alussa metsälakiehdotuksen pohjalta. Niin ikään metsälain tulkinta on vuodesta 1997 lähtien kehittynyt. VMI pyrkii seuraamaan näitä kehittyviä laintulkintoja, joten mittausohjetta on muutettu, ja esim. biotooppi-luokkia on enemmän kuin vuonna 1996. Esimerkiksi vuoden 1999 Lounais-Suomen metsäkeskuksen alueen inventoinnista lähtien VMI:ssäkin on lakikohdekriteereihin sisällytetty lehtojen, karujen soiden ja nevojen tapauksessa pienialaisuus ja selvä erottuminen ympäristöstä. Tätä aiemmin inventoiduilla alueilla esimerkiksi karut vähäpuustoiset suot saattoivat tulla lakikohteen arvoisiksi myös laaja-alaisina esiintyessään. Siten eri metsäkeskusten alueilta lasketut tulokset eivät ole täysin vertailukelpoisia keskenään.

Tulokset ja tarkastelu

Inventoidulla Manner-Suomen kahdeksan metsäkeskuksen alueella on avainbiotooppiluokkiin kuuluvia alueita yhteensä 8641 km², joka kattaa 9,6 % metsä- kitu- ja joutomaan yhteisestä pinta-alasta. Näistä metsälain tarkoittamia erityisen tärkeitä elinympäristöjä on 1806 km², joka on 2,0 % metsätalousmaan pinta-alasta.

Avainbiotooppien osuus metsätalousmaan pinta-alasta vaihtelee suuresti metsäkeskuksittain. Suurin se on Ahvenanmaalla, 44 % (taulukko 1), mikä johtuu kallioiden suuresta määrästä (taulukko 2). Manner-Suomessa avainbiotooppien osuus on suurin Rannikon alueella. Avainbiotooppiluokkien osuus on pienin Keski-Suomessa, vain 5,9 % (taulukko 1).

Taulukko 1. Metsälain tarkoittamien erityisen tärkeiden elinympäristöjen pinta-ala ja osuus sekä kaikkien avainbiotooppiluokkiin kuuluvien alueiden kokonaispinta-ala ja osuus metsätalouden maan pinta-alasta yhdeksän eteläisen metsäkeskuksen alueella.

	Metsälakikohteet		Avainbiotoopit	
	km ²	osuus %	km ²	osuus %
Ahvenanmaa	207	18	509	44
Etelä-Pohjanmaa	510	3	1320	9
Häme-Uusimaa	57	0,6	1030	11
Keski-Suomi	150	1,1	820	5,9
Kymi	98	1,2	551	6,8
Lounais-Suomi	133	1,2	1260	11
Pirkanmaa	70	0,7	720	7,5
Pohjois-Savo	230	1,8	1510	12
Rannikko	558	5,8	1430	15

Toisaalta avainbiotooppi-inventointi ei vielä Pohjois-Savoa, Keski-Suomea ja Etelä-Pohjanmaata inventoitaessa sisältänyt kaikkia nyt mukana olevia avainbiotooppityyppejä.

Metsälakikohteita on suhteellisesti eniten niin ikään Ahvenanmaalla, 18 % metsätalousmaan pinta-alasta (taulukko 1). Rannikon alueellakin niitä on 5,8 %. Vähiten lakikohteita on pitkään intensiivisessä käytössä olleilla Hämeen-Uudenmaan ja Pirkanmaan metsäkeskusten alueilla, 0,6–0,7 % metsätalousmaan pinta-alasta. Lakikohteiden määrä on suurempi kuin esim. Tapion selvityksissä (Tenhola ja Yrjönen 1999). Ero selittyy suurelta osin sillä, että VMI ei voi lakikohteita määrittäessään ottaa huomioon alueellisia tekijöitä, kuten eri avainbiotooppiluokkien tai avainbiotooppien piirteiden yleisyyttä, vaan lakikohteiksi luetaan kaikki tietyt valtakunnanlaajuiset kriteerit täyttävät alueet (Meriluoto ja Soininen 1998). Ero korostuu etenkin puuntuotannollisesti vähätuottoisten avainbiotooppityyppien kohdalla, sillä ne ovat usein runsastuottoisia biotooppi-

tyyppejä vähemmän intensiivisesti käsiteltyjä ja saattavat siten täyttää lakikohteen kriteerit puuston osalta.

Metsäkeskusten alueiden välillä on suuria eroja ilmastossa ja maaperässä. Inventoitu alue ulottuu hemiboreaaliselta vyöhykkeeltä keskiboreaalisien vyöhykkeen eteläosiin (Ahti ym. 1968, Alalammi 1988). Kasvukauden tehoiset lämpösummat vaihtelevat välillä 1000–1300°C (Alalammi 1987). Maaperä koostuu enimmäkseen moreeneista, mutta karkeita lajittuneita maita on paikoin runsaasti, toisin paikoin taas savikot vallitsevat (Alalammi 1990). Tämä näkyy metsäluonnossa lehtokeskusalueiden (Alanen ym. 1995) ja karumpien alueiden vaihteluna ja muutoinkin vaikuttaa kasvupaikkatyyppien alueelliseen jakautumiseen (Tomppo 2000). Kalliomaat ovat Rannikon metsäkeskuksen alueella yleisiä, kun taas Etelä-Pohjanmaa on ollut edullinen alue soiden synnylle.

Inventoidun alueen geologinen ja ilmastollinen vaihtelu heijastuu eri biotooppityyppien osuuksissa avainbiotooppien kokonaismäärästä. Ahvenanmaalla ja Rannikolla kalliit ovat runsain avainbiotooppityyppi (taulukko 2). Etelä-Pohjanmaalla avainbiotoopit painottuvat karuihin soihin. Lehtokeskusalueilla, kuten Hämeessä-Uudellamaalla, Lounais-Suomessa, Pirkanmaalla ja Pohjois-Savossa, valtaosa avainbiotoopeista on lehtoja ja reheviä korpia. Ruohokorvet ovat kaikkialla suhteellisen yleinen avainbiotooppityyppi karua Etelä-Pohjanmaata lukuunottamatta. On kuitenkin muistettava, että koska avainbiotoopit ovat suhteellisen harvinaisena esiintyvä ilmiö, harvinaisimpien biotooppityyppien pinta-alaestimaattien keskivirheet ovat suuria yksittäisten metsäkeskusten kokoisilla alueilla. Suot ovat myös jonkin verran aliedustettuina aineistossa, koska virheellisten, liian

Taulukko 2. Biotooppiluokkien osuudet (%) avainbiotooppien kokonaismäärästä metsäkeskuksittain. Sisältää sekä metsälälikohteet että kohteet, jotka eivät täytä metsälain kriteerejä.

	Ahvenan- maa	Etelä- Pohjanmaa	Häme- Uusimaa	Keski- Suomi	Kymi	Lounais- Suomi	Pirkanmaa	Pohjois- Savo	Rannikko
Lähde, lähteikkö	0,1	0,0	0,1	0,1	0,3	0,1	0,1	0,3	0,0
Tihkupinta	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,1	0,1	0,4	0,0
Puro tai noro	0,0	0,5	0,9	3,0	1,1	0,5	0,8	2,8	0,2
Pienen lammen rantametsikkö	0,2	0,3	0,3	0,7	1,0	0,0	0,4	0,2	0,2
Pienen lammen rantaneva	0,1	0,6	0,2	1,0	0,1	0,1	0,5	1,2	0,1
Muu pienkosteikko	0,3	0,2	0,3	0,4	0,7	0,3	0,2	1,5	0,4
Lehtokorpi	1,0	2,6	4,1	2,8	4,8	2,9	4,1	5,3	2,6
Lettokorvet	0,3	0,2	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,3	0,1
Lettorämeet	0,8	0,0	0,1	1,2	0,3	0,0	0,0	0,3	0,0
Ruohokorpi	1,8	1,2	1,9	3,3	2,1	1,8	1,1	2,5	1,3
Letot	0,3	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,2	0,3	0,3
Karut korvet	0,0	0,0	0,0	0,3	0,1	0,2	0,0	1,1	0,0
Karut rämeet	0,0	0,0	3,4	0,0	0,0	1,1	1,2	0,0	0,0
Sarakorvet	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0
Rahkaiset suot	0,0	2,9	4,1	5,4	4,7	2,1	1,1	4,4	4,8
Nevat	0,6	3,7	3,2	9,5	9,0	1,1	1,2	9,6	7,0
Luhdat	1,6	1,7	1,4	0,9	5,3	1,3	2,7	2,2	3,6
Kuivat keskivirvinteiset lehdot	2,1	0,1	0,7	2,6	1,7	0,2	1,7	0,7	0,2
Kuivat runsasvirvinteiset lehdot	0,4	0,0	0,1	0,0	0,1	0,5	0,0	0,0	0,2
Tuoreet keskivirvinteiset lehdot	3,5	1,7	2,7	1,2	1,7	3,4	2,0	2,0	6,7
Tuoreet runsasvirvinteiset lehdot	4,3	2,1	1,4	7,2	6,6	2,1	7,3	8,2	6,8
Kosteat keskivirvinteiset lehdot	0,9	0,0	4,8	3,4	2,0	0,4	3,2	4,8	1,6
Kosteat runsasvirvinteiset lehdot	4,8	1,1	1,0	6,5	5,1	2,3	5,9	8,7	5,5
Luontaisesti syntynyt jalopuumetsä	0,1	0,0	0,0	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0	0,4
Kangasmetssäareke ojittamattomalla suolla	0,0	0,2	0,1	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0
Kalliojyrkäne	2,2	0,2	1,7	2,2	5,8	0,4	1,7	1,2	1,0
Kallio	7,3	7,1	2,9	3,9	1,1	2,2	3,6	0,8	4,4
Kallioiden pienmuodostumat	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
Kivikko, louhikko, lohkarieppo	1,2	2,8	0,1	2,7	0,7	0,0	0,0	0,5	0,9
Hietikko	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Muu avainbiotooppi	0,3	0,0	0,3	0,2	0,0	0,3	0,0	0,0	0,2
Yhteensä	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Taulukko 3. Biotooppiluokkien osuudet (%) metsälain tarkoittamista erityisen tärkeistä elinympäristöistä metsäkeskuksittain.

	Ahvenan- maa	Etelä- Pohjanmaa	Häme- Uusimaa	Keski- Suomi	Kymi	Lounais- Suomi	Pirkanmaa	Pohjois- Savo	Rannikko
Lähde, lähteikkö	0,0	0,0	0,3	0,0	1,0	0,0	0,1	0,6	0,0
Tihkupinta	0,0	0,0	0,0	0,4	0,9	0,0	1,1	0,0	0,0
Puro tai noro	0,0	0,2	2,0	2,6	0,5	0,8	1,9	8,1	0,1
Pienen lammen rantametsikkö	0,4	0,0	0,0	0,1	1,4	0,0	0,7	0,1	0,0
Pienen lammen rantaneva	0,0	0,9	0,0	1,7	0,3	0,2	0,9	5,4	0,3
Muu pienkosteikko	0,0	0,0	0,5	0,2	0,1	0,1	0,0	6,4	0,2
Lehtokorpi	0,2	1,2	2,2	2,4	1,6	1,4	0,7	0,4	0,6
Lettokorvet	0,5	0,0	0,0	0,0	1,8	0,0	0,0	0,3	0,3
Lettorämeet	1,8	0,0	1,2	5,9	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ruohokorpi	0,4	0,3	7,9	6,9	1,8	6,8	5,2	6,0	2,2
Letot	0,7	0,0	0,0	3,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0
Karut rämeet	0,0	0,0	3,5	0,0	0,0	3,0	1,0	0,0	0,0
Sarakorvet	0,0	0,0	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Rahkaiset suot	0,0	2,2	0,0	6,7	4,8	5,2	0,3	1,2	6,3
Nevat	0,6	6,2	1,3	3,4	2,6	6,7	1,0	3,9	1,2
Luhdat	1,3	1,0	1,9	2,7	1,6	5,4	1,7	6,3	3,1
Kuivat keskirasvanteiset lehdot	0,5	0,0	0,0	0,2	0,0	1,3	4,0	1,0	0,0
Kuivat runsasravanteiset lehdot	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0
Tuoreet keskirasvanteiset lehdot	0,0	0,0	6,6	0,6	6,4	6,8	2,1	2,8	1,4
Tuoreet runsasravanteiset lehdot	3,2	1,3	3,3	2,6	4,1	0,2	1,0	3,1	3,7
Kosteat keskirasvanteiset lehdot	1,1	0,0	8,4	0,5	1,0	0,1	3,7	0,5	0,6
Kosteat runsasravanteiset lehdot	3,1	0,0	4,4	5,3	3,2	2,7	2,8	0,7	2,5
Luontaisesti syntynyt jalopuumetsä	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	2,9	0,0	0,0	0,2
Kangasmetssäareke ojittamattomalla suolla	0,0	0,2	1,9	0,3	0,0	0,1	0,3	0,1	0,0
Rotko	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Kalliojyrkäne	3,8	0,2	2,3	6,7	3,3	0,8	8,7	1,4	0,8
Kallio	7,9	8,0	2,0	8,0	2,5	5,4	8,1	3,0	6,5
Kallioiden pienmuodostumat	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0
Kivikko, louhikko, lohkarikko	1,9	2,1	0,3	8,7	0	0	0,4	2,0	0,4
Hietikko	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0
Muu avainbiotooppi	0,4	0	1,0	0	0	1,0	0	0	0,4
Yhteensä	100	100	100	100	100	100	100	100	100

suurten pinta-ala-arvioiden välttämiseksi ojitettua suota ei VMI:ssä merkitä avainbiotoopiksi, mikäli alkuperäisestä suotyyppistä ei ole varmuutta.

Huolimatta siitä, että avainbiotooppi-luokkien osuudet vaihtelevat metsäkeskusten välillä, biotooppiluokkien osuudet metsälakikohteista ovat hämmästyttävän samanlaisia. Lakikohteet ovat useimmiten karuja soita, kallioita tai muita puuntuotantoon heikosti soveltuvia alueita (taulukko 3). Puuntuotantoon erinomaisesti sopivat biotooppityypit, kuten lehdot ja ruohokorvet, täyttävät harvoin lakikohteen kriteereitä runsaana esiintyessään. Nämä biotooppityypit ovat myös kaikkein harvimmin luonnontilaisia tai luonnontilaisen kaltaisia (Tomppo ym. 1998, Tomppo ym. 1999a, 1999b, 1999c, 1999d, Tomppo ym. 2000, Korhonen ym. 2000a, 2000b, 2000c). Metsälakikohteita ja muita avainbiotooppeja on kuitenkin ryhdytty yhä enenevässä määrin ottamaan huomioon metsänkäsittelyssä.

Kirjallisuus

- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 169–211.
- Alalammi, P. (toim.) 1987. Suomen kartasto. 131. Ilmasto. Maanmittaushallitus. Suomen maantieteellinen seura. 32 s.
- (toim.) 1988. Suomen kartasto. 141–143. Elävä luonto, luonnonsuojelu. Maanmittaushallitus. Suomen maantieteellinen seura. 32 s.
- (toim.) 1990. Suomen kartasto. 123–126. Geologia. Maanmittaushallitus. Suomen maantieteellinen seura. 58 s.
- Alanen, A., Leivo, A., Lindgren, L. & Piri, E. 1995. Lehtojen hoito-opas. Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja. Sarja B, No 26. 128 s.
- Hänninen, H. 2001. Luontokohteet ja säästöpuusto talousmetsien hakkuissa – seurantatulokset vuosilta 1996–99. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 812:81–95.
- Korhonen, K.T., Tomppo, E., Henttonen, H., Ihalainen, A. & Tonteri, T., 2000a. Lounais-Suomen metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1964–98. Metsätieteen aikakauskirja 2B/2000: 337–411.
- , Tomppo, E., Henttonen, H., Ihalainen, A. & Tonteri, T., 2000b. Hämeen-Uudenmaan metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1965–99. Metsätieteen aikakauskirja 2B/2000: 489–566.
- , Tomppo, E., Henttonen, H., Ihalainen, A., Tonteri, T. & Tuomainen, T. 2000c. Pirkanmaan metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1965–1999. Metsätieteen aikakauskirja 4B/2000: 661–739.
- Kotiharju, S. & Niemelä, H. 2000. Talousmetsien luonnonhoidon laadun arviointi. Seurantaraportti. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapion julkaisusarja 10/2000, 19 s. + liitteet.
- Meriluoto, M. & Soininen, T. 1998. Metsäluonnon arvokkaat elinympäristöt. Tapio, Hämeenlinna. 192 s.
- Rissanen, K. 1999. Luonnonhoidon seuranta Metsähallituksessa 1994–1998. Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja 23/1999, 41 s.
- Tenhola, T. & Yrjönen, K. 1999. Metsäluonnon monimuotoisuudelle tärkeät elinympäristöt. Kartoitus yksityismetsissä – väliraportti 1999. Maa- ja metsätalousministeriö. 40 s.
- Tomppo, E. 2000. Kasvupaikat ja puusto. Teoksessa: Reinikainen, A. & Mäkipää, R., Vanha-Majamaa, I. & Hotanen, J.-P. (toim.) 2000. Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 60–83.
- , Henttonen, H., Korhonen, K.T., Aarnio, A., Ahola, A., Heikkinen, J., Ihalainen, A., Mikkilä, H., Tonteri, T. & Tuomainen, T. 1998. Etelä-Pohjanmaan metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1968–1997. Metsätieteen aikakauskirja 2B/1998: 293–374.

- , Henttonen, H., Korhonen, K.T., Aarnio, A., Ahola, A., Ihalainen, A., Heikkinen, J., & Tuomainen, T. 1999a. Keski-Suomen metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1967–1996. Metsätieteen aikakauskirja 2B/1999: 309–387.
- , Henttonen, H., Korhonen, K.T., Aarnio, A., Ahola, A., Heikkinen, J., & Tuomainen, T. 1999b. Pohjois-Savon metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1967–1996. Metsätieteen aikakauskirja 2B/1999: 389–462.
- , Korhonen, K.T., Henttonen, H., Ihalainen, A., Tonteri, T. & Heikkinen, J. 1999c. Kymen metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1966–1998. Metsätieteen aikakauskirja 3B/1999: 603–681.
- , Korhonen, K.T., Ihalainen, A., Tonteri, T., Heikkinen, J. & Henttonen, H. 1999d. Ålands skogar och deras utveckling 1963–1997. Metsätieteen aikakauskirja 4B/1999: 785–849.
- , Korhonen, K.T., Ihalainen, A., Tonteri, T., Heikkinen, J. & Henttonen, H. 2000. Skogstillgångarna inom Kustens skogscentral och deras utveckling 1965–98. Metsätieteen aikakauskirja 1B/2000: 83–232.
- Valtakunnan metsien 9. inventointi (VMI9). 1999. Maastotyön ohjeet 1999. Häme-Uusimaa, Pirkanmaa ja Etelä-Savo. Metsäntutkimuslaitos, Helsinki. 145 s.

5 Luontokohteet ja säästöpuusto talousmetsien hakkuissa – seurantatulokset vuosilta 1996–99

Harri Hänninen

Johdanto

Talousmetsien käsittelyä koskeva lainsäädäntö ja suositukset uusittiin osana Suomen metsäpolitiikan muutosta 1990-luvulla. Muutoksen taustalla oli Rio de Janeirossa vuonna 1992 pidetty YK:n ympäristön ja kehityksen konferenssi, jossa Suomi käytännössä sitoutui metsä- ja ympäristöpolitiikkansa muutokseen. Muutoksen sisältö linjattiin metsätalouden ympäristöohjelmassa, jonka mukaan metsäpolitiikan lähtökohtana on turvata talousmetsien biologinen monimuotoisuus puuntuotannon rinnalla (Maa- ja metsätalousministeriön ... 1994). Tavoite on kirjattu myös Kansalliseen metsäohjelmaan (1999).

Yksityismetsien metsänhoidon suositukset uudistettiin ”Rion hengen” mukaisiksi vuonna 1994 (Luonnonläheinen metsänhoito 1994), ja samalla aloitettiin metsätalouden edistämisorganisaatioiden henkilökunnan koulutus (Metsätalouden ympäristöohjelman ... 1995, 1996, 1997). Jo tätä aiemmin Metsähallitus (Korhonen 1993) ja metsäteollisuusyritykset (Hänninen ym. 1992) olivat kiinnittäneet huomiota metsätalouden ympäristökysymyksiin ja ryhtyneet tarkentamaan metsien hoito-ohjeistojaan sekä sitouttamaan henkilöstöään monimuotoisuuden huomioon ottamiseen.

Metsäpolitiikan muutokseen liittyi metsälainsäädännön kokonaisuudistus,

jossa metsien käyttöä säätelevän metsälain ohella uudistettiin metsänhoito- ja metsänparannustöiden rahoitusta koskevat lait. Samanaikaisesti uusittiin myös luonnonsuojelulaki. Uudet lait tulivat voimaan vuoden 1997 alussa. Uusi metsälaki suojelee metsien monimuotoisuuden kannalta seitsemän erityisen tärkeätä elinympäristöä (avainbiotooppia), ja luonnonsuojelulaki yhdeksän luontotyyppiä, joista tosin vain kolme koskee talousmetsiä. Tällaisilla kohteilla kaikki metsätaloudelliset toimenpiteet tulee tehdä siten, että kohteen ominaispiirteet säilyvät. Keskeisin lainvalvonnan väline on metsänkäyttöilmoitus, joka on toimitettava metsäkeskukseen vähintään kaksi viikkoa ennen toimenpiteiden aloittamista.

Näiden ns. lakikohteiden ulkopuolelle jää muita monimuotoisuuden kannalta merkittäviä elinympäristöjä ja huomionarvoisia kohteita, kuten ekologisesti ja maisemallisesti herkkiä rantametsiä, pienialaisia kosteikkoja ja kallioalueita yms., joiden säästäminen perustuu suositukseen ja on metsänomistajille vapaaehtoista. Tällaiset kohteet ovat huomattavasti yleisempiä kuin lakikohteet. Säästö- ja lahopuiden jättäminen avohakkuualueilla perustuu niinikään pääosin suositukseen, joskin vuodesta 1999 alkaen metsäsertifiointi edellyttää, että uudistusalalle tulee jättää vähintään viisi elävää säästöpuuta (Metsäsertifioinnin kriteeriluettelo 1999). Kriteeriä seurataan metsäkeskusalueittaisena keskiarvona.

Metsien käsittelyssä edellytettujen muutosten toteamiseksi Metsätalouden kehittämiskeskus Tapiossa kehitettiin vuonna 1995 talousmetsien luonnonhoidon laadun arviointimenetelmä. Tavoitteeksi asetettiin uusien metsänhoitosuosituksen toteutumisen seuranta hakkuu- ja uudistamistöissä (Metsätalouden ympäristöohjelman... 1996). Seurantamenetelmää on käytetty sekä yksityisten että yhtiöiden metsissä. Metsähallitus aloitti talousmetsissään tehtävien toimenpiteiden ympäristövaikutusten seurannan jo vuonna 1993. Seurantamenetelmää on tämän jälkeen muutettu siten, että vuodesta 1996 alkaen päätulokset ja vuodesta 1997 alkaen kaikki keskeiset tulokset ovat olleet vertailukelpoisia yksityismetsien seurantatulosten kanssa (Rissanen 1999b).

Tässä artikkelissa tehdään katsaus näiden kahden seurantajärjestelmän tuottamista tuloksista vuosilta 1996–99 perustuen raportteihin Niemelä ja Arnkil 1997, Arnkil ja Niemelä 1998, Kotiharju ja Niemelä 2000, Metsäluonnon hoidon seuranta 1998, 1999, Rissanen 1996, 1997, 1998, 1999a ja 1999b. Tarkastelu aloitetaan vuodesta 1996, josta alkaen menetelmät ovat olleet lähes yhdenmukaiset, ja käytännön arviointityö vakiintuneempaa. Katsauksessa keskitytään erilaisten luontokohteiden esiintymiseen ja niiden ominaispiirteiden säilymiseen hakkuualueilla sekä luontokohteissa ja uudistusaloilla säästettyä puustoa koskeviin tunnuksiin.

Seurantamenetelmien kuvaus ja laajuus

Tapion menetelmässä tarkastettavat kohteet on valittu satunnaisotannalla niistä leimikoista, jotka on suunniteltu ja hakattu enintään kahta vuotta (1.7. jälkeen)

ennen maastotarkastusta ja joissa hakkuu on päättynyt (Arnkil 1999). Poiminta on tehty suunnitelma- tai hankerekisteristä metsänkäyttöilmoitusten perusteella. Otannan painopiste on ollut uudistushakkuissa; kasvatushakkuiden tavoiteosuus on ollut noin viidennes. Lisäksi vuodesta 1997 lähtien on edellytetty, että noin puolet uudistusaloista on muokattuja ja että puolella tarkastusaloista hakkuusta on kulunut enintään vuosi. Arviointi on tehty pääsääntöisesti koko leimikosta, ja jokaiselta erilliseltä hakkuualalta (avohakkuu, luontaisen uudistamisen hakkuu, siemen- tai ylispuuhakkuu, kasvatushakkuu) on täytetty oma arviointilomake. Arvioinnin lähtökohtana on ollut leimikon tila ennen hakkuuta. Arvioinnin ovat tehneet yksityismetsissä metsäkeskusten ja yhtiöiden metsissä sekä yhtiöiden että metsäkeskusten toimihenkilöt. Tapio on järjestänyt vuosittain luontolaadun arviointikursseja, joille useimmat arvioijista ovat osallistuneet.

Metsähallituksen menetelmä on pääpiirteissään samanlainen (Rissanen 1999b). Kohteet on valittu satunnaisotannalla edellisen vuoden aikana (1.6.–31.5) hakatuista leimikoista metsätietmeittäin, jolla on pyritty varmistamaan alueellinen edustavuus. Otanta on painottunut pääasiassa uudistushakkuihin; kasvatushakkuiden tavoiteosuus pinta-alasta on ollut noin kymmenesosa. Useita uudistusaloja käsittävillä suurilla leimikoilla on vuodesta 1998 lähtien arvioitu enintään kuusi hakkuu-alaa kuvionumeroiden mukaisessa järjestyksessä. Aiemmin arvioitiin koko leimikko, mistä aiheutui suuri otos ja paljon samankaltaisen työjäljen mittaamista. Arvioinnin ovat tehneet Metsähallituksen toimihenkilöt pääasiassa metsätalouden tulosityksiköstä. Heistä lähes kaikki ovat osallistuneet myös Tapion kursseille.

Yksityisten ja yhtiöiden metsissä on arvioitu vuosina 1996–99 vuosittain noin 1 000 hakkuualaa, joiden pinta-ala on ollut yhteensä noin 3 000 hehtaaria (taulukko 1). Vuonna 1999 tarkastettujen hakkuualojen määrää ja pinta-alaa lisättiin metsäsertifioinnin käynnistymisen vuoksi. Tarkastuskohteista keskimäärin kolme neljäsosaa on ollut yksityismetsissä. Tarkastusalasta valtaosa (73 %) on kohdistunut uudistusaloille, mikä vastaa vajaata kahta prosenttia näiden metsien uudistushakkuiden arvioidusta kokonaisalasta.

Metsähallituksessa on arvioitu vuosittain hieman runsas 300 hakkuualaa, joiden pinta-ala on ollut noin 2 000 hehtaaria lukuun ottamatta vuotta 1999, jolloin arvioitujen hakkuualojen määrä väheni kolmanneksella ja pinta-ala jäi runsaaseen 900 hehtaariin. Uudistushakkuiden osuus tarkastusalasta on vaihdellut vuosittain 87–90 %:n välillä lukuun ottamatta vuotta 1996, jolloin tarkastettiin vain uudistushakkuualoja. Keskimäärin uudistushakkuiden osuus tarkastuksista oli 93 %. Tarkastusalan osuus koko uudistushakkuualasta on laskenut jakson aikana kymmenestä prosentista runsaaseen kolmeen prosenttiin (taulukko 1).

Yksityisten ja yhtiöiden metsissä tarkastettujen hakkuualojen koko on ollut keskimäärin 3,1 hehtaaria ja Metsähalli-

tuksen metsissä kaksinkertainen eli 6,1 hehtaaria. Hakkuualojen keskikoko on tarkastelujakson aikana pienentynyt kaikkien omistajaryhmien metsissä.

Luontokohteiden esiintyminen hakkuualoilla

Seurannassa on arvioitu kaikki sellaiset luontokohteet, jotka ovat kokonaan hakattavan kuvion sisällä tai jotka rajoittuvat hakkuualaan. Hakkuualalla sijaitsevien luontokohteiden pinta-ala on luettu kokonaisuudessaan, mutta hakkuualaan rajoittuvien luontokohteiden pinta-alasta on arvioitu vain se osuus, joka kohteella on yhteistä kuviorajaa hakkuualan kanssa, ja jolla näin ollen on ollut vaikutusta hakkuualan rajaukseen.

Seurantatuloksista käy ilmi se jo ennuudesta tunnettu asia, että luontokohteet ovat pinta-alaltaan verraten pieniä. Niiden keskikoko on tarkastusjaksolla ollut yksityisten ja yhtiöiden metsissä 0,28 hehtaaria ja Metsähallituksen metsissä 0,35 hehtaaria (taulukko 2). Jakson aikana luontokohteiden keskikoko on pienentynyt kaikkien omistajaryhmien metsissä, mutta erityisen selvästi Metsähallituksen metsissä. Tämä on selitettävissä osaltaan arviointikokemuksen myötä tarkentuneella luontokohteiden

Taulukko 1. Tarkastettujen hakkuukohteiden kokonaismäärä ja -ala sekä tarkastettujen uudistusalojen likimääräinen osuus uudistusaloista vuosina 1996–99.

Vuosi	Yksityismetsät ja yhtiöt			Metsähallitus		
	Kohteita, kpl	Pinta-ala, ha	Osuus uudistushakkuualasta, %	Kohteita, kpl	Pinta-ala, ha	Osuus uudistushakkuualasta, %
1996	1 030	3 253	2	345	2 274	10
1997	870	2 928	1,5	390	1 988	10,2
1998	845	2 723	1,1	305	2 195	8,4
1999	1 504	4 220	2	204	924	3,2
Keskim.	1 062	3 281	–	311	1 898	–

Taulukko 2. Tarkastetuilla hakkuualueilla havaittujen luontokohteiden määrä, pinta-ala ja keski-
koko vuosina 1996–99.

Vuosi	Yksityismetsät ja yhtiöt			Metsähallitus		
	Määrä kpl	Ala, ha	Keski- koko, ha	Määrä kpl	Ala, ha	Keski- koko, ha
1996	524	175,0	0,33	396	177,6	0,45
1997	345	113,2	0,33	285	89,6	0,31
1998	302	74,2	0,25	228	82,6	0,36
1999	561	128,3	0,23	148	30,5	0,21
Keskim.	433	122,7	0,28	264	95,1	0,36

rajauksella, mutta myös käytäntöjen muuttumisella siten, että eri suunnittelu-
vaiheissa luontokohteet on jo etukäteen
rajattu taloustoiminnan ulkopuolelle
omiksi kuvioikseen, jolloin ne jäävät täl-
laisen tarkastuksen ulkopuolelle (Rissa-
nen 1999b).

Luontokohteet on arvioinneissa jaettu
neljään luokkaan (ikkuna 2): säädöspoh-
jan mukaan joko 1) luonnonsuojelulain
mukaisiin suojeltuihin luontotyypeihin
tai 2) metsälain mukaisiin erityisen tär-
keisiin elinympäristöihin sekä näiden ul-
kopuolelle jääviin 3) metsäluonnon mui-
hin arvokkaisiin elinympäristöihin koh-
teisiin tai 4) muuten huomion arvoisiin
kohteisiin. Viimeksi mainittu luokka on
hyvin heterogeeninen. Yksityismetsien
arvioinnissa siihen on luettu muun muas-
sa rantametsät, kosteikot ja maisema-
kohteet sekä sellaiset aiemmissa hak-
kuissa käsitellyt erityisen arvokkaat
luontokohteet, joiden arvioidaan palau-
tuvan ennalleen nopeammin kuin puus-
ton kiertoajan kuluessa. Pääosin Metsä-
hallituksessa on menetelty samoin, mut-
ta lisäksi luokkaan on luettu Metsähalli-
tuksen omien ohjeiden perusteella huo-
mioitavia kohteita.

Luontokohteiden esiintymistiheyttä
on järkevää arvioida vain pinta-alojen
suhteilla, koska samalla hakkuuallalla voi
esiintyä useampia pienialaisia kohteita,
ja koska luontokohteen esiintymisen to-

dennäköisyys on suoraan verrannollinen
tarkastettavan hakkuualueen kokoon. Yksi-
tyisten ja yhtiöiden metsissä luontokoh-
teiden pinta-ala on ollut keskimäärin 3,7
% tarkastetun uudistusalan pinta-alasta
(taulukko 3). Suurin osa (2,4 % hakkuu-
alasta) näistä on ollut muita kuin laki-
kohteita tai metsäluonnon muita arvok-
kaita elinympäristöjä. Metsä- tai luon-
nonsuojelulain nojalla varjeltavien koh-
teiden pinta-alaosuus on ollut 0,6 % hak-
kuualueen pinta-alasta, mikä on kertynyt
lähes yksinomaan metsälakikohteista.
Tulos on yhdenmukainen metsälain eri-
tyisen tärkeiden elinympäristöjen kartoi-
tuksen kanssa, jossa vuosina 1998–99
metsälakikohteiden osuus yksityismet-
sien alasta on ollut noin 0,4 % (Kotiharju
ja Niemelä 2000). Muiden arvokkaiden
elinympäristöjen pinta-alaosuus on luon-
nonhoidon tarkastuksissa ollut hieman la-
kikohteita suurempi, keskimäärin 0,8 %.

Tarkastelujakson kuluessa lakikohtei-
den osuus on yksityisten ja yhtiöiden
metsissä pysynyt lähes samana lukuun
ottamatta vuotta 1996. Tällöin lait olivat
vielä valmisteluvaiheessa, eikä niistä
hakkuuden suunnittelu- ja toteuttamis-
vaiheessa voinut olla kentällä tarkempaa
tietoa. Muiden arvokkaiden elinympäris-
töjen ja muiden huomion arvoisten koh-
teiden suhteellinen osuus hakkuuallasta
näyttää supistuneen, mikä saattaa selit-
tyä paitsi kriteereiden täsmentymisellä ja

Ikkuna 2: Luontokohteiden luokittelu talousmetsissä

Luonnonsuojelulain (29 §) mukaiset luontotyypit

1. Luontaisesti syntyneet, merkittäviltä osin jaloista lehtipuista koostuvat metsiköt
2. Pähkinäpensaslehdot
3. Tervaleppäkorvet
4. Luonnontilaiset hiekkarannat
5. Merenrantaniityt
6. Puuttomat tai luontaisesti vähäpuustoiset hiekkadyynit
7. Katajakedot
8. Lehdesniityt
9. Avointa maisemaa hallitsevat suuret yksittäiset puut ja puuryhmät

Elinympäristöjen on oltava luonnontilaisia tai luonnontilaiseen verrattavia alueita. Tällä tarkoitetaan sitä, että kohteen biologisen monimuotoisuuden kannalta olennaiset ominaispiirteet ovat säilyneet ihmisen aikaisemmasta toiminnasta huolimatta. Käytännössä ainoastaan luokat 1–3 ovat talousmetsissä mahdollisia.

Jalopuumetsikössä on pääasiassa luontaisesti syntyneitä, runkomaisesti kasvavia jalopuita vähintään 20 kappaletta hehtaarilla yhtenä tai useampana lähekkäisenä ryhmänä rajattavissa olevalla yhtenäisellä alueella. Runkomaisiksi jalopuiksi luetaan rinnankorkeudtaan vähintään 7 cm olevat metsälehmus, vaahtera, saarni, kynä- ja vuorijalava sekä yli 20 cm olevat tammet. Pähkinäpensaslehdossa on oltava vähintään kaksi metriä korkeita tai leveitä pähkinäpensaita vähintään 20 kappaletta hehtaarilla yhtenä tai useampana lähekkäisenä ryhmänä rajattavissa olevalla yhtenäisellä alueella.

Metsälain (10 §) mukaiset erityisen tärkeät elinympäristöt

1. Lähteiden, purojen ja pysyvän vedenjuoksu-uoman muodostavien norojen sekä pienten lampien välittömät lähiympäristöt
2. Ruoho- ja heinäkorvet, saniais- korvet, lehtokorvet ja Lapin läänin eteläpuolella sijaitsevat letot
3. Rehevät lehtolaidut
4. Pienet kangasmetsäsaarekkeet ojittamattomilla soilla
5. Rotkot ja kurut
6. Jyrkänteet ja niiden välittömät alusmetsät
7. Karukkokankaita puuntuotannollisesti vähätuottoisemmat hietikot, kalliot, kivikot, louhikot, vähäpuustoiset suot ja rantaluhdat

Metsälain erityisen tärkeitä elinympäristöjä ovat sellaiset kohteet, joissa on niille ominaisen lajiston säilymisen kannalta pysyväluonteiset rakennepiirteet ja joissa uhanalaisten ja vaatelaiden lajien esiintyminen on todennäköistä. Elinympäristöjen tulee olla luonnontilaisia tai luonnontilaisen kaltaisia. Kohteet ovat tyypillisesti pienialaisia, kooltaan muutamasta aarista noin hehtaariin, maastossa havaittavia ja ympäristöstään selvästi erottuvia.

Muut arvokkaat elinympäristöt

1. Metsälaissa määritellyt kohteet, jotka alueellisen yleisyyden tai vähäisen edustavuuden vuoksi eivät kuulu lakikohteisiin.
2. Vanhat luonnonsuojelullisesti arvokkaat havu- ja sekametsiköt sekä

lehtimetsiköt

3. Harjumaiden paisterinteet, vähintään 10 metriä syvät supat
4. Ruohoiset suot
5. Perinnemaisemien hakamaat ja metsäniityt

Muita arvokkaita elinympäristöjä ovat ensinnäkin sellaiset metsä- ja luonnonsuojelulaissa luetellut kohteet, jotka ovat kyseisellä kasvillisuusvyöhykkeellä verraten yleisiä ja/tai jotka eivät ole riittävän edustavia.

Luokkaan luetaan myös muita kuin metsä- tai luonnonsuojelulaissa tarkoitettuja elinympäristöjä. Lukuun ottamatta kohtaa 2, ne ovat varsin yksiselitteisiä. Vanhalla havupuuvaltaisella metsällä tarkoitetaan luonnonsuojelullisesti arvokasta vanhaa metsää, jossa puusto on yleensä selvästi ylittänyt metsätaloudellisesti suositeltavan uudistusiän. Puusto on yleensä erikokoista, ja se on muodostunut useasta latvuserroksesta ja puulajista tai on myöhäisen sukkessiovaiheen kuusikko. Puustossa on vanhoja lehtipuita sekä runsaasti kuollutta lehti- ja havupuuta. Runsas haapojen, raitojen tai jalojen lehtipuiden esiintyminen lisää kohteen arvoa.

Muut huomionarvoiset kohteet

Luokkaan kuuluvat sellaiset metsä- ja luonnonsuojelukohdekohteet ja muut arvokkaat elinympäristöt, jotka eivät yleisyytensä tai edustavuutensa vuoksi kuulu em. luokkiin, tai jotka ovat va-

hingoittuneet ihmisen toiminnasta, mutta joiden arvioidaan palautuvan luonnontilaisen kaltaiseksi puuston taloudellista kiertoaikaa lyhyemmässä ajassa. Tällaisilla kohteilla ei edellytetä pitkään jatkunutta häiriötöntä luonnontilaa. Esimerkiksi perattu puro, jonka luontaista uomaa ei ole siirretty, voidaan lukea tähän luokkaan.

Muita tähän luokkaan kuuluvia luontokohteita ovat rantametsät (enintään 30–100 metriä leveä kaistale), kosteikot, vaihettumisvyöhykkeet, suurialaiset ojittamattomat avosuot, suurialaiset karut vähäpuustoiset suot ja maiseman kannalta tärkeät alueet. Myös uhanalaisen, vaateliaan tai rauhoitetun kasvilajin esiintymä samoin kuin uhanalaisen, harvinaisen tai vähälukuisen eläimen pesä, pesimä tai soidinalue kuuluvat tähän luokkaan elleivät ne täytä metsä- tai luonnonsuojelulaissa määriteltyjä kriteereitä.

Kirjallisuus

- Arnkil, R. 1999. Talousmetsien luonnonsuojelun laadun arviointi. Maastotyöohje 1999. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. Moniste. 23 s.
- Meriluoto, M. ja Soininen, T. 1998. Metsäluonnon arvokkaat elinympäristöt. Metsälehti Kustannus. 192 s.
- Vanhon metsien suojeluohjelman täydennys Etelä-Suomessa: Vanhon metsien suojelutyöryhmän osamietintö II. 1994. Ympäristöministeriö. 51.

tarkentuneella rajauksella arvioinnissa myös muuttuneilla käytännöillä leimikoiden suunnittelussa.

Metsähallituksessa luontokohteet on tarkastuksissa luokiteltu vasta vuodesta 1997 alkaen, jolloin niiden osuus on ollut keskimäärin 5,0 % hakkuualasta, mikä on hieman enemmän kuin yhtiöiden ja yksityisten metsissä. Jos kuitenkin verrataan vain kolmea viimeisintä vuotta, luontokohteiden keskimääräinen osuus on ollut likimain sama molemmis-

sa omistajaryhmissä. Sen sijaan eri tyyppisten luontokohteiden esiintymistiheydessä on eroja. Varsinkin lakikohteiden mutta myös muiden arvokkaiden elinympäristöjen pinta-alaosuus on ollut Metsähallituksen hakkuualoilla selvästi vähäisempi kuin yksityismailla. Sen sijaan muita huomion arvoisia kohteita on löytynyt selvästi enemmän kuin yksityismailla.

Yksityisten ja yhtiöiden metsien hakkuualoilla yleisimpiä luontokohteita

Taulukko 3. Luontokohteiden pinta-alaosuus (%) tarkastetusta hakkuualasta vuosina 1996–99. 1 = luonnonsuojelulaki, 2 = metsälaki, 3 = muu arvokas elinympäristö, 4 = muu huomion arvoinen kohde.

Vuosi	Yksityismetsät ja yhtiöt					Metsähallitus				
	1	2	3	4	Yht.	1	2	3	4	Yht.
1996	0,04	0,91	0,89	3,54	5,38	–	–	–	–	7,81
1997	0,00	0,44	0,70	2,72	3,87	0,03	0,29	0,65	3,10	4,07
1998	0,03	0,54	0,52	1,63	2,72	0,00	0,03	0,28	3,45	3,76
1999	0,01	0,49	0,81	1,74	3,04	0,00	0,30	0,55	2,45	3,30
Keskim.	0,02	0,59	0,75	2,38	3,74	0,01	0,19	0,48	3,13	5,01

Taulukko 4. Metsälain mukaisten elintärkeiden elinympäristöjen esiintyminen tarkastetuilla hakkuualoilla 1996–99 (yksityisten ja yhtiöiden metsät).

Kohteen luokittelu	Lukumäärä	Pinta-ala, ha	Osuus lukumäärästä, %	Osuus pinta-alasta, %
Pienvedet ja rannat	162	45,66	61,8	59,0
– puro, noro	111	34,55		
– pieni lampi	18	7,00		
– lähde, lähteikkö	28	3,37		
– rantaluhta	5	0,74		
Suot	43	14,92	16,4	19,3
– vähäpuustoinen suo	24	9,40		
– luonnontilainen suo	11	3,22		
– rehevä korpi	6	2,00		
– letto	2	0,30		
Kalliot ja jyrkänteet	33	10,39	12,6	13,4
– jyrkänne	16	6,40		
– kallio	14	3,65		
– kivikko, louhikko	3	0,34		
Lehdot	24	6,48	9,2	8,4
Yhteensä	262	77,45	100,0	100,0

sekä pinta-alaltaan että kappalemäärältään ovat olleet yleisyysjärjestyksessä rantametsät, purot ja norot, ojittamattomat avosuot, karukkokankaita heikku-
tuottoisemmat vähäpuustoiset suot sekä karut lakikallio-, kivikko- ja louhikko-kohteet. Näiden osuus kaikkien luontokohteiden määrästä on ollut tarkastelujakson aikana keskimäärin 58 % mutta pinta-alasta 69 %, mikä osoittaa, että ne ovat pinta-alaltaan keskimäärin suurempia kuin muut luontokohteet. Jakson aikana osuuksissa ei ole tapahtunut mainittavia muutoksia.

Taulukossa 4 on tarkasteltu lähemmin metsälain mukaisten erityisen tärkeiden elinympäristöjen yleisyyttä tarkastetuilla hakkuualoilla yksityis- ja yhtiöiden metsissä. Sekä lukumäärältään että pinta-alaltaan selvästi yleisimmät hakkuukohteilta löydetty metsälakikohteet liittyvät pienvesiin. Näiden osuus metsälakikohteista on vuosina 1996–99 ollut noin 60 %. Erilaiset suot ovat toiseksi yleisin ryhmä, ja lähes yhtä yleisiä ovat kalliot ja jyrkänteet. Harvinaisimpia kohteita ovat olleet lehdot, joiden osuus jää alle kymmenen prosentin.

Metsähallituksen hakkuualoilla selvästi yleisimpiä sekä lukumäärältään että pinta-alaltaan ovat olleet vaihettumisvyöhykkeet ja pienialaiset soistumat sekä kosteikkopainanteet. Vaihettumisvyöhykkeellä tarkoitetaan kankaan ja luonnontilaisen suon tai metsän ja pellon välistä aluetta, silloin kun se koon ja kasvillisuuden perusteella muodostaa selvästi oman biotooppinsa. Se että vaihettumisvyöhykkeet, soistumat ja kosteikkopainanteet ovat yleisiä Metsähallituksen hakkuualoilla on ymmärrettävissä metsien pohjoisen sijainnin perusteella. Mainittakoon, että yksityismetsien arvioinneissa soistumat ja kosteikot on luettu muihin luontokohteisiin. Rantametsät, purot ja norot sekä lakikalliot, kivikot ja

louhikot ovat seuraavaksi yleisimpiä myös Metsähallituksen hakkuualoilla.

Luontokohteiden ominaispiirteiden säilyminen hakkuissa

Luontokohteiden ominaispiirteiden säilymisen arvioinnissa lähtökohtana on ollut kohteen oletettu tila ennen viimeisintä hakkuuta. Kohteen ominaispiirteitä kuvaavat mm. puuston puulajijakauma ja rakenne, sen kerroksellisuus ja luonnontilaisuus, lahoppuuston määrä ja laatu sekä pintakasvillisuus. Luontokohteiden ominaispiirteiden säilymistä on arvioitu neliluokkaisen asteikon mukaan. Kohde on

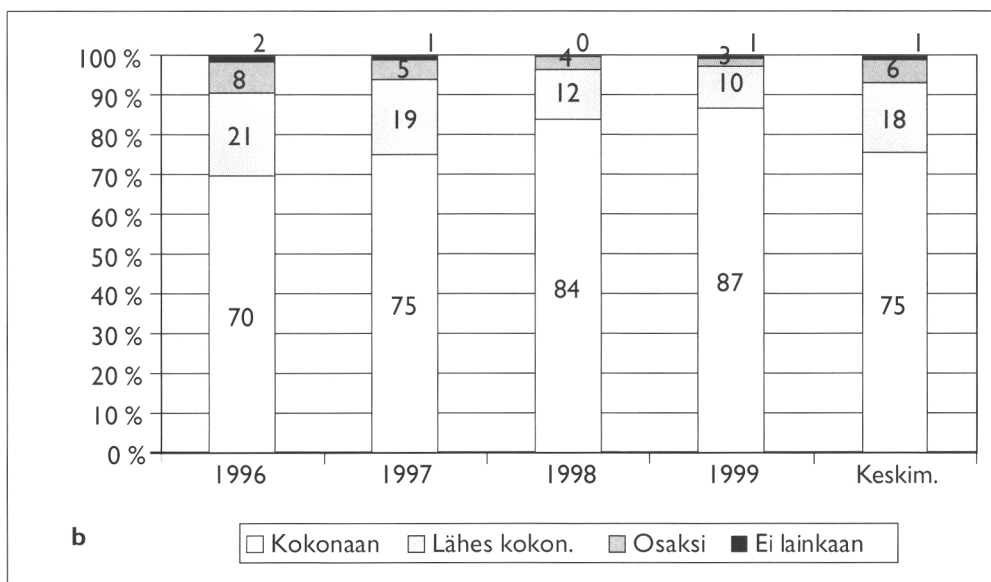
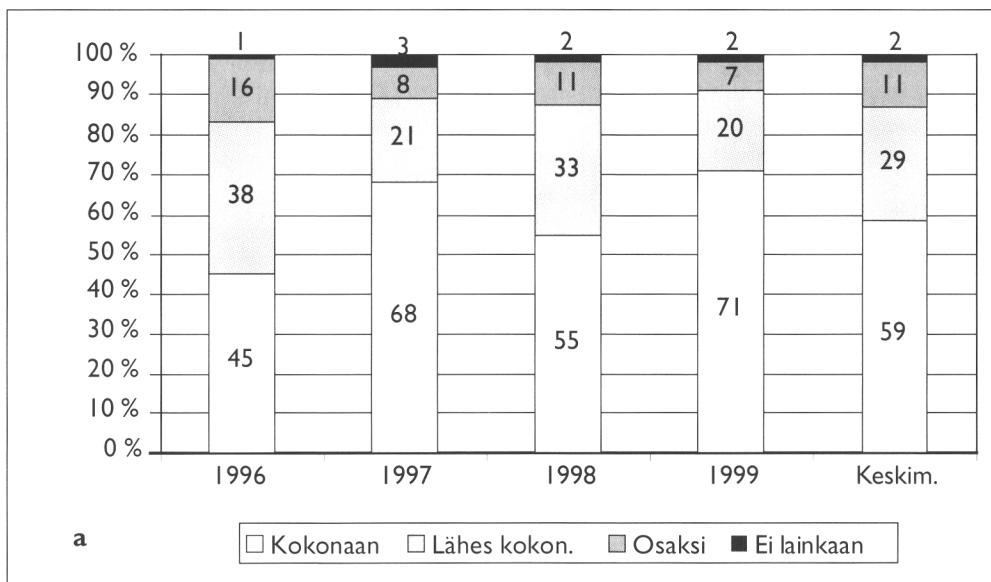
- *kokonaan säilynyt*, kun se on rajattu kokonaan hakkuun ulkopuolelle tai käsittely on tehty sen ominaispiirteet säilyttävällä tai niitä korostavalla tavalla
- *lähes kokonaan säilynyt*, kun hakkuu on muuttanut ominaispiirteitä lievästi epäedulliseen suuntaan, mutta haitan arvioidaan jäävän lyhytaikaiseksi (alle 10 vuotta)
- *osaksi säilynyt*, kun oleellinen osa luontokohteesta on tuhoutunut, ts. sen ominaispiirteet ovat merkittävilta osin hävinneet, ja niiden palautumisen arvioidaan vievän useita vuosikymmeniä
- *ei lainkaan säilynyt*, kun kohteen ominaispiirteet ovat kokonaan tuhoutuneet, eikä niiden uskota palautuvan ennalleen puuston kiertoajan kuluessa.

Vuosina 1996–99 yksityisten ja yhtiöiden metsien hakkuissa luontokohteiden ominaispiirteet ovat säilyneet kokonaan keskimäärin 59 %:lla luontokohteen alkuarvosta pinta-alasta (kuva 1a). Jak-

son aikana osuus on vaihdellut 45–71 %:n välillä. Kokonaan tai lähes kokonaan säilyneiden luontokohteiden pinta-alaosuus on noussut 83 %:sta 91 %:iin, mikä viittaa siihen, että luontokohteet on opittu aiempaa paremmin huomioimaan hakkuissa. Vuosittaiset erot kokonaan ja

lähes kokonaan säilyneiden kohteiden osuuksissa ovat kuitenkin melkoisia, mikä selittyy otoksen pienuudella mutta vaikutusta voi olla myös arvioija-kohtaisilla eroilla luokituksessa.

Metsähallituksen hakkuissa kokonaan säilyneiden luontokohteiden osuus



Kuva 1. Luontokohteiden ominaispiirteiden säilyminen (a) yksityisten ja yhtiöiden ja (b) Metsähallituksen metsien hakkuissa vuosina 1996–99. Prosenttia alkuperäisen luontokohteen pinta-alasta.

on ollut keskimäärin 75 % nousten tasaisesti 70 %:sta 87 %:iin (kuva 1b). Kokonaan ja lähes kokonaan säilyneiden kohteiden osuus on noussut jakson aikana 91 %:sta 97 %:iin. Luontokohteiden ominaispiirteiden tuhoutuminen kokonaan tai oleelliselta osin alkaa näin olla Metsähallituksen hakkuissa jokseenkin harvinaista. Sen sijaan yksityismetsissä näin käy vielä joka kymmenennessä käsitellyssä luontokohteessa.

Metsälaissa määriteltyjen luontokohteiden säilymisen jakauma vastaa yksityisten ja yhtiöiden metsissä kaikkien luontokohteiden säilymisen keskimääräistä jakaumaa, ts. keskimäärin noin 12 % kohteiden pinta-alasta on tuhoutunut joko osaksi tai kokonaan. Osuus on kuitenkin supistunut tarkastelujakson aikana 16 %:sta 8 %:iin. Metsähallituksen metsissä metsälakikohteet ovat säilyneet kokonaan muutamaa yksittäistapausta lukuun ottamatta, nekin on luettu ”lähes kokonaan säilyneiksi”. Luonnonsuojelulain mukaisia kohteita metsistä on löytynyt niin vähän, että niiden perusteella ei voi tehdä johtopäätöksiä.

Käsittelyn kannalta selvästi ongelmallisimpia luontokohteita näyttävät olevan lähteet ja rehevät lehtolaikut sekä virtaavat pienvedet, purot ja norot. Yksityisten ja yhtiöiden metsissä tuhoutuneista metsälakikohteista valtaosa on ollut tämänkaltaisia kohteita. Yhteistä näille on, että ne jäävät talvihakkuissa lumipeitteen alta usein havaitsematta, ellei niitä ole etukäteen merkitty. On kuitenkin todettava, että varsinkin metsälakikohteilla käsittely on parantunut huomattavasti seurantajakson aikana. Parantamisen varaa yksityismetsissä on keskimääräistä useammin myös varjoisten jyrkänteiden alusmetsien ja vaihettumisvyöhykkeiden käsittelyssä. Metsähallituksen metsissä parantamisen varaa on erityisesti pienialaisten kosteiden pai-

nanteiden ja vaihettumisvyöhykkeiden käsittelyssä sekä pienvesien suojavyöhykkeissä.

Säästö- ja lahopuut luontokohteissa ja uudistusaloilla

Yksityisten ja yhtiöiden metsissä säästöpuuston määrä on arvioitu sekä kasvatusta että uudistushakkuualoilla, mutta Metsähallituksen tarkastuksissa vain uudistusaloilla. Tulosten vertailukelpoisuuden vuoksi kasvatushakkuut jätettiin pois myös yksityisten ja yhtiöiden metsiä koskevista tuloksista. Ratkaisua voidaan perustella myös sillä, että kasvatushakkuissa säästöpuiksi valittujen puiden määrän arviointi ei ole kovin luotettavaa, ja toisaalta on epävarmaa, mikä osa kasvatushakkuissa säästöpuiksi valituista rungoista jää uudistushakkuussa lopulta säästöpuiksi.

Luontokohteissa on arvioitu ainespuun mittaisen säästetyn elävän ja kuolleen (mukaan lukien maapuut) puuston määrä. Uudistusalalle jätetystä säästöpuustosta on arvioitu erikseen sekä elävien että järeiden kuolleiden (kolopuut, kelot ja pökkelöt, joiden läpimitta rinnankorkeudelta vähintään 20 cm) puiden lukumäärä ja tilavuus. Säästöpuiksi on luettu uudistusaloilla:

- mänty koko maassa, läpimitta yli 20 cm (rinnankorkeudelta, $d_{1,3}$)
- kuusi, yli 20 cm paitsi Lapissa yli 10 cm
- koivu Etelä-Suomessa yli 20 cm, Pohjanmaalla ja Kainuussa yli 15 cm ja Lapissa yli 10 cm
- haapa, leppä, pihlaja, raita ja jalot lehtipuut koko maassa yli 10 cm.

Lisäksi on arvioitu muun elävän ainespuun ($d_{1,3} = 10\text{--}20\text{ cm}$) ja lahoavan maapuun tilavuus (havupuilla $d_{1,3} > 20\text{ cm}$ ja lehtipuilla $d_{1,3} > 10\text{ cm}$).

Seurantatuloksista käy ilmi, että luontokohteet ovat keskimäärin varsin vähäpuustoisia. Yksityisten ja yhtiöiden metsissä pienialaisilla luontokohteilla elävää ja kuollutta puuta (pystypuusto ja maapuut) oli hehtaaria kohti laskettuna keskimäärin $66\text{ m}^3/\text{ha}$, mikä koko uudistusalaan kohden laskettuna oli keskimäärin $2,5\text{ m}^3/\text{ha}$ (kuva 2a). Tarkastelujakson aikana luontokohteiden puuston määrä, kuten pinta-alakin, on vähentynyt syistä, joita jo edellä on käsitelty. Metsähallituksen uudistusalueiden luontokohteissa oli puuta keskimäärin $80\text{ m}^3/\text{ha}$. Tämä oli uudistusalaan kohden keskimäärin $4,4\text{ m}^3/\text{ha}$, mutta on vakiintumassa noin $3,5$ kuutiometriin hehtaarilla (kuva 2b). Keskiarvoja tarkasteltaessa on huomattava, että luontokohteet ovat puuston suhteen hyvin erilaisia. Runsaspuustoisimpia, joskin myös luontokohteista yleisimpiä, ovat rantametsät ja purojen varret. Vähäpuustoisimpia kohteita taas edustavat kalliot ja avosuot.

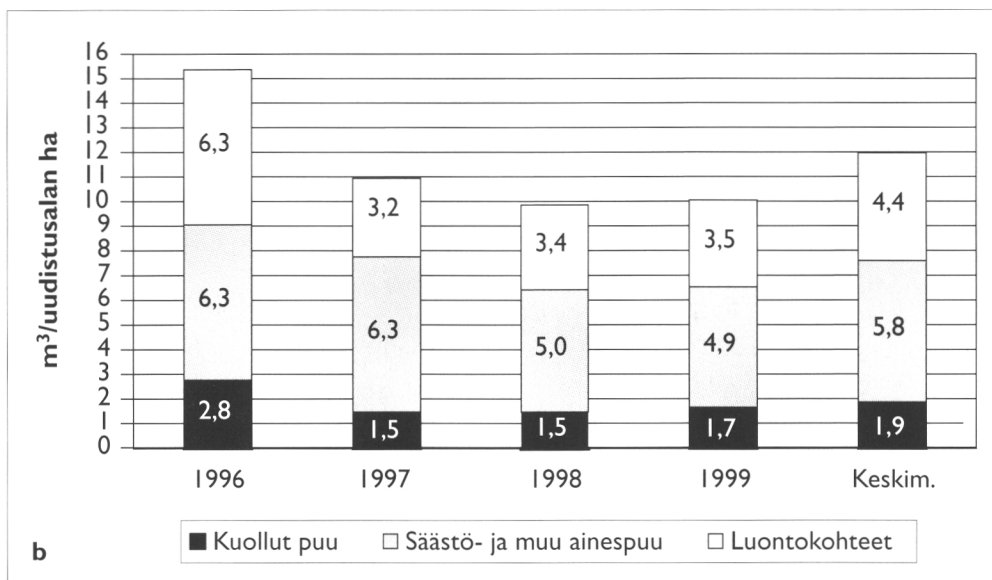
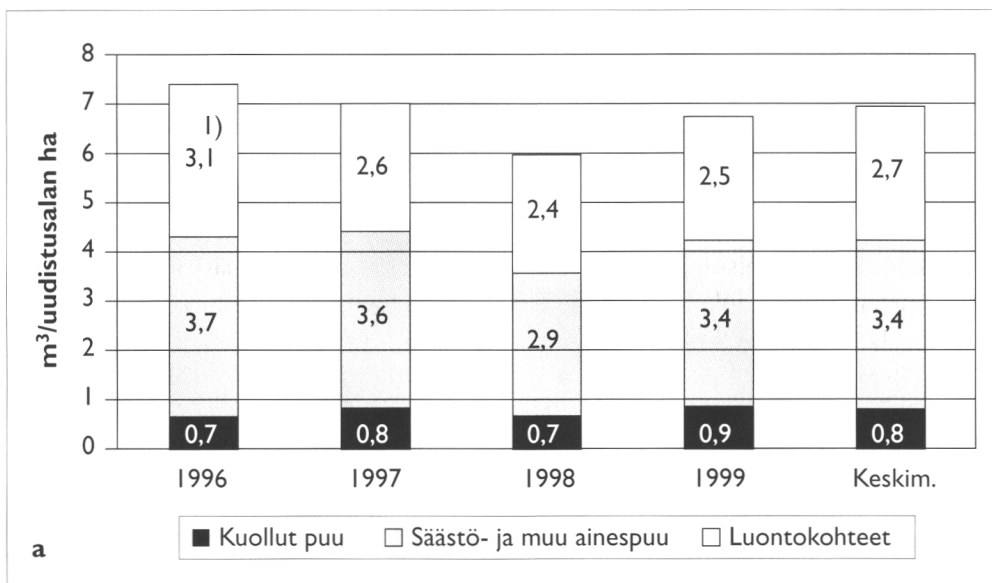
Uudistusaloilla jätettyjen elävien säästöpuiden ja muun säästetyn ainespuun määrä on yksityisten ja yhtiöiden metsissä ollut keskimäärin $3,4\text{ m}^3$ uudistusalan hehtaaria kohden (kuva 2a). Säästöpuiden määräksi näyttäisi kahden viimeisimmän vuoden perusteella olevan vakiintumassa noin kolme kuutiometriä hehtaarilla, mikä tarkoittaa $8\text{--}10$ runkoa hehtaarilla. Monimuotoisuuden kannalta tärkeimpien, järeiden ($d_{1,3} > 20\text{ cm}$) haapojen, raitojen, lepän, pihlajan ja jalojen lehtipuiden määrä on ollut keskimäärin $0,4\text{ m}^3/\text{ha}$. Hieman alle puolet säästöpuustosta on ollut järeää havupuuta. Järeän kuolleen puuston (pystypuusto ja maapuut) määrä on ollut keskimäärin $0,8\text{ m}^3$ uudistusalan hehtaaria kohden.

Metsähallituksen uudistusaloille elävää ja kuollutta säästöpuustoa jätettiin keskimäärin $5,8\text{ m}^3/\text{ha}$, ja se on vakiintumassa noin viiteen kuutiometriin hehtaarilla. Elävän säästöpuun määrä on ollut keskimäärin 12 ja kuolleen pystypuuston 4 runkoa hehtaarilla. Tilavuudesta noin 70% on ollut havupuuta, mutta runkojen määrästä kuitenkin noin puolet on ollut lehtipuuta. Maapuuta uudistusaloille oli keskimäärin $1,8\text{ m}^3/\text{ha}$, mikä on huomattavasti enemmän kuin yksityismetsissä.

Kaikkiaan elävää ja kuollutta puustoa on jäänyt uudistusaloilla ja luontokohteilla yksityisten ja yhtiöiden metsissä keskimäärin $6,7\text{ m}^3$ ja Metsähallituksen metsissä keskimäärin $12,1\text{ m}^3$ uudistusalan hehtaaria kohden (kuva 2). Tämä on merkinnyt yksityisten ja yhtiöiden metsissä keskimäärin noin $3,5\%$ ja Metsähallituksen metsissä noin $8,5\%$ uudistusalan puuston kokonaismäärästä. Eroja valtion ja yksityismaiden välillä uudistusaloilla säästetyn puuston ja maapuiden määrässä voidaan hakea metsien sijainnista, erilaisesta ikärakenteesta ja käsittelyhistoriasta.

Monimuotoisuuden kannalta oleellista ei ole vain säästöpuiden määrä, vaan niiden laatu ja sijainti uudistusallalla. Alkuvuosien kokemusten perusteella ohjeistusta on muutettu siten, että säästöpuut tulisi sijoittaa useamman puun muodostamiin ryhmiin, ja jos alueella on luontokohde, sen yhteyteen. Näin ne kestävät paremmin myrskyjä ja luovat paremmat pienilmastolliset edellytykset eri lajien säilymiselle. Puulajivalinnoissa on painotettu lehtipuustoa ja varsinkin yksittäisten kuusisäästöpuiden välttämistä.

Uudistusalan säästöpuuston laatua on arvioitu kokonaisuutena neliluokkaisella asteikolla pyrkien ottamaan huomioon sekä luonnonhoidollinen että puuntuotannollinen merkitys. Kokonaisuutta ar-



Kuva 2. Uudistusaloille sekä luontokohteisiin uudistushakkuissa jätetyn järeän säästöpuun, muun elävän ainespuun ja kuolleen puun määrä (a) yksityisten ja yhtiöiden sekä (b) Metsähallituksen metsissä vuosina 1996–99. Luontokohteille jätetty puusto sisältää sekä elävän että kuolleen puuston. Kuvissa säästö- ja muu ainespuu käsittää yksityismetsien osalla vain elävää puustoa, mutta Metsähallituksen kohdalla myös kuolleen pystypuuston (noin neljänneksen säästöpuiden lukumäärästä). Kuollut puusto tarkoittaa yksityismetsien osalla sekä kuollutta pysty- että maapuuta, mutta Metsähallituksen osalla vain maapuuta.

vioitaessa on kiinnitetty huomiota säästöpuiden määrään, laatuun, puiden valintaan ja ryhmittäisyyteen sekä puiden ja puuryhmien sijoitteluun. Yksityismetsien arvioinnin perusteella säästöpuuston kokonaislaadun kannalta heikoksi ja tyydyttäväksi arvioitujen uudistusalojen pinta-alaosuus on supistunut 34 %:sta 24 %:iin vuosina 1996–99. Metsähallituksen raporteissa vastaava arviointi esitetään pistekeskisarvoina (erinomainen = 4, ..., heikko = 1), joka on ollut koko tarkastelujakson ajan tasolla 3,6. Arviot ovat luonnollisesti varsin subjektiivisia, arvioijasta riippuvaisia. Vertailukelpoisuutta vähentää myös arviointikriteerien muuttuminen.

Johtopäätökset

Vuosien 1996–99 aikana luontokohteiden, erityisesti lakikohteiden, suhteellinen osuus hakkuualasta on vähentynyt ja niiden ominaispiirteiden säilyminen hakkuissa parantunut. Kehityksen taustalla on talousmetsien käsittelyssä tapahtunut muutos, jossa luontokohteet on jo etukäteen pyritty rajaamaan taloustoiminnan ulkopuolelle omiksi kuvioikseen eriasteisissa suunnitteluvaiheissa. Yksityismetsissä tällaista suunnittelua ovat ennen muuta leimikon suunnittelu mutta yhä enemmän myös alueellinen ja tilakohtainen metsäsuunnittelu. Metsähallituksessa luontokohteet pyritään rajaamaan alueellisen luonnonvarasuunnittelun, alue-ekologisen suunnittelun ja viimeistään leimikon suunnittelun yhteydessä. Kun merkittävät luontokohteet onnistutaan rajaamaan jo etukäteen omiksi kuvioikseen, ne jäävät hakkuilta rauhaan. Tällöin ne jäävät myös luonnonhoidon seurantatarkastusten ulkopuolelle, elleivät ne välittömästi rajaudu hakkuualaan (Rissanen 1999b). Tästä

syystä talousmetsien luonnonhoidon seurantamenetelmällä ei kyetä arvioimaan erilaisten luontokohteiden todellista esiintymistiheyttä talousmetsissä, vaan sitä varten on oltava oma menetelmänsä. Kaikkien omistajaryhmien metsissä onkin tehty, tai on käynnissä, erityisen tärkeiden elinympäristöjen (metsälakikohteiden) kartoitukset, joilla kohteet pyritään saamaan kattavasti operatiivisen toiminnan tietoon. Lisäksi Metsäntutkimuslaitoksessa kehitetään valtakunnan metsien inventointia, jotta se soveltuisi paremmin myös arvokkaiden luontokohteiden määrän arviointiin.

Luonnonsuojelulain nojalla suojeltavien luontotyyppien osuus tarkastetusta hakkuualasta on miltei olematon. Tähän lienee useita syitä. Ensiksikin luonnonsuojelulain määrittelemät luontotyypit ovat erittäin harvinaisia. – Vain kolme laissa luetelluista yhdeksästä luontotyyppistä ovat ylipäänsä metsäkohteita: 1) luontaisesti syntyneet jalopuuvaltaiset metsät, 2) pähkinäpensaslehdot ja 3) tervaleppäkorvet. Lisäksi osa tällaisista kohteista on luonteeltaan sellaisia, esimerkiksi puuntuotannollisesti vähämerkityksellisiä tai vaikeasti korjattavia, että ne luontevasti jäävät taloustoiminnan ulkopuolelle, tai ne osataan rajata taloustoiminnan ulkopuolelle.

Tarkastelujakson aikana luontokohteet on kyetty ottamaan hakkuissa vuodelta paremmin huomioon. Erityisen selvästi tämä näkyy Metsähallituksen toiminnassa. Tämä on sinänsä ymmärrettävää, sillä yhtenäisenä ja omilla mailaan toimivana organisaationa sen on helpompi viedä uudet ohjeet käytäntöön kuin yksityismetsissä, joissa on useita taustaltaan erilaisia päätöksentekijöitä ja toimijoita. Metsähallituksessa luontokohteet on kyetty huomattavalta osin rajaamaan jo toimenpiteiden suunnitteluvaiheessa taloustoiminnan ja siten myös

tarkastusten ulkopuolelle. Etukäteissuunnittelu ei ole yksityismetsissä (yhtiöitä lukuun ottamatta) vielä samassa määrin mahdollista, joten luontokohteiden paikallistaminen tapahtuu usein vasta leimikkoa rajatessa. Edellytykset paranevat, kun erityisen tärkeiden elinympäristöjen kartoitukset yksityismetsissä saadaan valmiiksi.

Uudistusaloille ja luontokohteisiin jätetyn puuston määrä on alkuvuosista hieman vähentynyt, mutta se osataan yhä useammin keskittää uudistusaloilla luontokohteiden yhteyteen. Yhtiöiden ja yksityisten metsissä elävää puustoa on jätetty uudistusaloille keskimäärin 5,8 m³ ja valtion mailla 10,2 m³ hehtaarille.

Säästöpuuston taloudellista merkitystä on useimmiten arvioitu suoraviivaisesti menetettynä kantorahatulona, mitä voidaan pitää vain suuntaa-antavana. Arvio on sidottava vuotuisen kokonaishakkuumäärään, joka erityisesti yksityismetsissä vaihtelee paljon. Lisäksi on muistettava, että luontokohteissa puusto on usein vaikeasti korjattavissa ja se on puulajiltaan ja laadultaan vähäarvoisempaa kuin myyntipuu keskimäärin. Uudistusaloille pyritään nykyään jättämään monimuotoisuuden kannalta arvokkaimpia puulajeja, joiden taloudellinen arvo ei useinkaan ole merkittävä.

Metsähallituksessa on arvioitu uudistusaloille ja luontokohteisiin sekä niiden yhteyteen jätetyn puuston vuotuiseksi kantoraha-arvoksi 30–35 miljoonaa markkaa keskimääräisten myyntihintojen ja -määrien sekä hankintakustannusten perusteella (Rissanen 1999a). Vastavasti Tapiossa on arvioinut yksityisten ja yhtiöiden metsien hakkuissa markkinakelpoisen jätetyn puuston kantoraha-arvoksi vuosina 1997 ja 1999 noin 120–140 miljoonaa markkaa. Hakkuualan hehtaaria kohden markkinakelpoisen säästöpuuston arvo on tällöin ollut keski-

määrin hieman vajaa 900 markkaa (Arnkil ja Niemelä 1998, Kotiharju ja Niemelä 2000). Yksittäisissä leimikoissa säästettävän puuston arvo saattaa nousta tästä melkoisesti, tai vaihtoehtoisesti jäädä lähes olemattomaksi.

Monille uhanalaisille eliölajeille tärkeän lahoavan maapuun määrä uudistusaloilla on varsinkin yksityismetsissä vielä vähäinen (noin 0,4 m³/ha). Metsähallituksen metsissä varsinkin Pohjois-Suomessa lahoavaa maapuuta on enemmän, mutta niissäkin lahopuun määrä jää keskimäärin noin puoleentoista kuutiometriin hehtaarilla. Säästöpuiden aikana kuollessa ja kaatuessa tilanne korjaantuu lahopuuta tarvitsevien lajien kannalta suotuisammaksi.

Monimuotoisuuden kannalta metsien käsittelyssä on vielä parantamisen varaa, mutta luonnonhoidon seurantalulosten perusteella on jo havaittavissa kehitystä myönteiseen suuntaan. Seurannan pohjalta käytännön suosituksia, ohjeita ja koulutusta on paranneltu (mm. Metsätalouden ympäristöopas uusittiin (Korhonen ja Savonmäki 1997)), mitkä eivät vielä välttämättä näy näissä tuloksissa. Ammattitaitoa ja osaamista parantaa metsäammattilaisille ja metsänomistajille vuonna 1997 kehitetty luonnonhoitotutkinto, johon valmentavaa koulutusta antavat nykyään metsäoppilaitokset. Talousmetsien käsittelyn vaatimustasoa nostaa metsäsertifiointi, joka kattaa koko maan vuoden 2001 alusta. Se edellyttää, että myös muiden metsäluonnon arvokaiden elinympäristöjen, ei vain lakikohhteiden, ominaispiirteet on säilytettävä. Metsälain erityisen tärkeiden elinympäristöjen kartoituksen saattaminen loppuun yksityismetsissä vuonna 2002 tulee helpottamaan arvokaiden luontokohteiden rajaamista taloustoiminnan ulkopuolelle jo etukäteissuunnittelussa.

Kirjallisuus

- Arnkil, R. 1999. Talousmetsien luonnonhoidon laadun arviointi. Maastotyöohje 1999. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. Moniste. 23 s.
- & Niemelä, H. 1998. Metsäluonnon hoito hakkuissa ja metsänuudistamisessa 1997. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. 24 s.
- Hänninen, E., Korhonen, K.-M., Koskinen, R. & Kostamo, J. 1992. Metsäammattilainen – Ympäristönhoito. Metsäteho. 12 s.
- Kansallinen metsäohjelma 2010. 1999. Maa- ja metsätalousministeriö. MMM:n julkaisuja 2/1999. 38 s.
- Korhonen, K.-M. (toim.) 1993. Metsätalouden ympäristöopas. Metsähallitus. 112 s.
- & Savonmäki, S. (toim.) 1997. Metsätalouden ympäristöopas. Metsähallitus. 130 s.
- Kotiharju, S. & Niemelä, H. 2000. Talousmetsien luonnonhoidon laadun arviointi. Seurantaraportti. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. Julkaisusarja 10/2000. 33 s.
- Luonnonläheinen metsänhoito. Metsänhoitosuosituksat. 1994. Metsäkeskus Tapion julkaisuja 6/1994. 72 s.
- Maa- ja metsätalousministeriön ja ympäristöministeriön vahvistama metsätalouden ympäristöohjelma. 1994. Maa- ja metsätalousministeriö, ympäristöministeriö. 30 s.
- Metsäluonnon hoidon seuranta 1998. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. Laskentatulokset.
- Metsäluonnon hoidon seuranta 1999. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. Laskentatulokset.
- Metsäsertifiointin kriteeriluettelo. 1999. <http://www.smy.fi/certification/suo/esitely/standardit/standardit.htm>.
- Metsätalouden ympäristöohjelman toteutuminen – seurantaryhmän ensimmäinen väliraportti. 1995. MMM:n julkaisuja 1/1995. 27 s.
- Metsätalouden ympäristöohjelman toteutuminen – seurantaryhmän toinen väliraportti. 1996. MMM:n julkaisuja 1/1996. 63 s.
- Metsätalouden ympäristöohjelman toteutuminen – seurantaryhmän kolmas väliraportti. 1997. MMM:n julkaisuja 3/1997. 110 s.
- Niemelä, H. & Arnkil, R. 1997. Metsäluonnon hoito hakkuissa ja metsänuudistamisessa. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. 23 s.
- Rissanen, K. 1996. Luonnonhoidon seuranta 1996 ja vertailu vuosien 1994 ja 1995 tuloksiin. Metsähallitus. Moniste. 39 s.
- 1997. Luonnonhoidon seuranta 1997. Metsähallitus. Moniste. 20 s.
- 1998. Luonnonhoidon seuranta 1998 ja vertailu vuosien 1994–1997 tuloksiin. Metsähallitus. Moniste. 29 s.
- 1999a. Luonnonhoidon seuranta 1999 ja vertailu vuosien 1994–1998 tuloksiin. Metsähallitus. Moniste. 35 s.
- 1999b. Luonnonhoidon seuranta Metsähallituksessa 1994–1998. Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja 23. 43 s.

6 Muuttuva metsä- ja suokasvillisuus

Antti Reinikainen

Johdanto

Suomen metsäkasvillisuuden varhaishistoria

Nykyisen metsä- ja suokasvillisuutemme koostumus sekä sen alueellinen ja kasvupaikkakohtainen vaihtelu ovat yli 10 000 vuoden mittaisen kehityksen tulosta. Viimeisin jääkausi ja sen sulamisvaiheen tapahtumat järjestelivät Suomessa jo ammuin alavaksi ja suhteellisen tasaiseksi kuluneen peruskallioalueen irtaimen maapeitteen ja loivat topografian, joka on edelleenkin pohjana kasvupaikkojen vaihtelulle. Maalaji ja pinnanmuodot määrasivät merestä kohoavalle maalle syntyvän kasvillisuuden sukkession suunnan. Nopea metsittymiseen johtava sukkessio saattoi käynnistyä riittävän paksulla maapeitteellä, johon maannos orgaanisine pintakerroksineen voi syntyä. Kalliopaljastumilla kehitys ei vielä-kään ole alkua pitemmällä. Soistuminen alkoi myös ja sen edistymisen sekä syntyvien soiden laatu tulivat riippumaan paitsi topografiasta ja hydrologiasta myös suurilmaston vaihteluista.

Kasvillisuuden jääkaudenjälkeistä kehitystä ohjasivat luonnonprosessit, joista tärkeimmät olivat kasvilajien vaelukset ja kolonisaatio, lajien ilmastomuutosten mukainen leviäminen tai vetäytyminen, nopeudeltaan vaihteleva soistuminen sekä kasviyhteisöjä kohtaavat luontaiset häiriöt. Kasvilajien levittäytymisen merkitys kasvillisuuden muuttumisessa oli alkuun suuri. Erityisesti puulajien kolonisaatio ja levittäyty-

minen olivat paitsi merkittäviä kasvillisuusmuutoksia sinänsä myös vaikuttivat huomattavasti muun kasvillisuuden ja eläinlajiston kehitykseen (Vasari 2000). Koivulla oli valta-asema myöhäisglasiaalin aikaan, mänty levisi nopeasti boreaalikaudella lähes 9000 vuotta sitten, mutta kuusi saapui myöhään ja levisi sille sopivien kasvupaikkojen valtapuuksi noin 2500 vuotta sitten (esim. Korhola 1990).

Noin 7500 vuotta sitten alkaneen lämpimän ja kostean atlanttisen kauden kuluessa arvioidaan metsäkasvillisuuden saavuttaneen tilan, jossa kasvillisuusvyöhykkeet olivat muotoutuneet ilmastollisten ehtojen mukaisiksi eivätkä niissä enää niinkään kuvastuneet kasvien vaellussuunnat ja leviämisenopeudet (Vasari 2000). Vallitseviksi kasvillisuutta muuttaviksi prosesseiksi tulivat sukkessio ja häiriöt.

Häiriöinä vaikuttivat voimakkaimmin luonnonkulot, jotka ainoina voivat palauttaa metsäsuikkession puuston suhteen lähtötilanteeseen ja joista metsän nk. suuri sukkessiokierto (esim. White 1979) voi alkaa uudestaan. Myrskyt ja puuston tuholaiset mahdollistivat puuston uudistumisen pienaukoissa (esim. Angelstam 1998). Kivennäismailla sukkessio eteni lähinnä kasvupaikan ravinteisuudesta riippuvina rinnakkaisina sarjoina. Soistuminen kulki omia teitään päätyen nykyiseksi vesi- ja ravinnetilanteen mukaan moniulotteisesti vaihtelevaksi kasvillisuuden jatkumoksi (esim. Eurola ja Kaakinen 1980). Metsien soistumisen kautta kivennäismaiden sukkessiolinjoilta tapahtui siirtymää suosukessioiden puolelle.

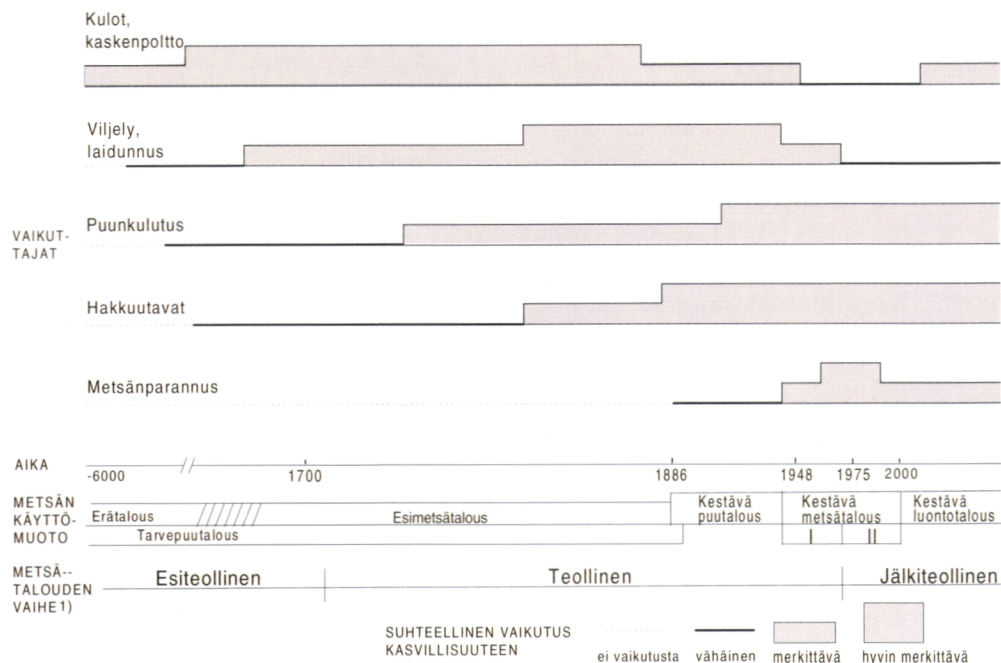
Ihminen kasvillisuuden muokkaajana

Ihmisen vaikutus kasvillisuuteen alkoi periaatteessa heti asutuksen levittäytyessä merestä kohonneelle maalle. Käytännössä erätaloutta, so. metsästystä, kalastusta ja keräilyä harjoittavan asujaimiston vaikutukset kasvillisuuteen olivat vähäisiä. Ekosysteemien kantokyky vallitsevan talousmuodon suhteen piti asutuksen harvana (Björn 1999). Voidaan arvioida, että alkuun asutus saavutti suurimman merkityksensä luonnonprosesseja edistämällä. Erityisesti tulta käyttävän, mutta sitä huonosti hallitsevan ihmisen vaikutus kulofrekvenssiin on voinut olla huomattava (esim. Tolonen 1978, Vuorela ja Hicks 1996, Pitkänen ja Huttunen 1999).

Maata asuttavan, viljelevän ja metsiä käyttävän ihmispopulaation merkitystä kasvillisuuden, kuten muunkin luonnon

monimuotoisuuden säätelijänä voidaan havainnollistaa esim. kuvan 1 tapaisella esityksellä. Kaaviota laadittaessa on tukeuduttu aikaisemmin julkaistuun tietoon metsätalouden historiasta (esim. Linnamies 1970, Björn 1999) ja haluttu korostaa käyttömuotojen muutosta sekä niiden metsään kohdistuvien vaikutusten keskinäistä merkitystä.

Metsän käyttömuodoista *erätaloudella* tarkoitetaan tässä talousmuotoa, jossa ihminen hyödyntää luontoa metsästäämällä, kalastamalla ja keräilemällä. *Tarvepuutalous* on asutukseen liittyvää puunkäyttöä, jonka tarkoituksena on ensisijassa viljelytalouden, käytännössä jo yli 3000 vuotta sitten alkaneen kaskitalouden (Vuorela ja Hicks 1996) ylläpito. Viljely mahdollistaa väestön sekä taloudellisen toimeliaisuuden kasvun. Metsätalous muuttuu ja kehittyy vähittäin *esimetsätaloudeksi*, jossa metsien puuvaroja korjataan teollisten ja kaupallisten



Kuva 1. Hypoteettinen kaavio metsätalouden vaiheista ja Suomen metsä- ja suokasvillisuuteen eri aikoina vaikuttaneista tekijöistä. 1) Björn 1999.

käyttötarpeiden (tervanpoltto, puuhiili, sahapuu) mukaan kiinnittämättä kuitenkaan huomiota puuvarojen riittävyyteen. *Kestävään puutalouteen* siirrytään, kun tarvepuutalouden laajentuessa on pakko alkaa turvata käyttöpuun saannin jatkuvuutta. Vuoden 1886 metsälaki on merkittävä rajakohta tässä muuten vähittäin vaiheuttavassa sarjassa. *Kestävän metsätalouden I vaihe* saavutetaan, kun puuvarojen riittävyyden takeeksi valitaan tietyt hakkuu- ja uudistamistavat ja koko kiertojen kattava puuston hoito. Nk. harsintajulkilausuma vuodelta 1948 on tämän vaiheen selvä alkupiste (Mikola 1984). *Kestävä metsätalous* kehittyi *vaiheeseen II*, kun metsäekosysteemin puuntuotantokyvyn jatkuvuus ja metsän terveyden-tila sekä sivutuotteiden saanti ja virkistysarvojen säilyminen nousevat puuston rinnalle. 1970-luvulla tapahtunut ympäristötietoisuuden kasvu johtaa tähän vaiheeseen. *Kestävästä luontotaloudesta* voidaan puhua vasta sitten, kun monimuotoisuuden ylläpito ja palauttaminen sekä sukkessioiden luonnonmukaisuus hyväksytään metsien hoitoa ja käyttöä ohjaaviksi kriteereiksi.

Kuvan 1 keskeistä sanomaa ovat ihmisen vaikutuksen vuosituhansia jatkunut vähittäinen kasvu, parin vuosisadan mittainen voimistumisvaihe sekä viimeisten 50 vuoden metsätalouden tehostuminen. Luonnonprosessien merkitys on toistaiseksi ollut vähenevä koko pitkän kehityksen ajan. Käyttömuotoihin liittyy sekä metsien käsittelytapoja että metsäekosysteemin ulkopuolelta tulevia vaikutuksia, joiden suhteellinen merkitys kasvillisuuden muokkaajana vaihtelee.

Metsän taloudellinen käyttö vaikuttaa aina suoraan kasvupaikkaan ja sen kasviyhteisöön luonnon häiriöitä muistuttavalla tavalla. Puuston käsittely hakkuin muuttaa ennen muuta valaistusoloja ja

kasvupaikkailmastoa. Puuntuotantoa tehostavat toimet taas kohdistuvat kasvu-alustan vesi- ja ravinnetalouteen. Kasvupaikkatekijöiden muutoksen saattavat yhteisön kasvilajit uuteen kilpailutilanteeseen.

Metsätalouden ja muun maankäytön viimeksi elettyyn 50 vuoden jaksoon kuuluva toimenpiteiden suunnitelmallisuus ja ohjailtavuus antavat mahdollisuuden kehityskulkujen muuttamiseen. Toisaalta metsätaloudellisen maankäytön viime vuosikymmenten jyrkkään tehostumisvaiheeseen sattuu myös metsäekosysteemin ulkopuolella tapahtuvan ympäristömuutoksen (laskeuma, ilman laatu, ilmastonmuutos) voimistuminen (esim. Mäkipää 2000a).

Metsä- ja suokasvillisuuden muutosten tutkiminen

Levinneisyyskartoitus ja floristiikka

Yli 300 vuotta sitten alkanut kasvilajiemme luettelointi (Til-Landz 1673) johti 1800-luvun puolenvälin tienoilla löytöpaikkatietojen systemaattisen rekisteröintiin (esim. Nylander ja Chydenius 1852). Hjeltin (1888, 1926) seitsenosainen 'Conspectus florae Fennicae' sisälsi kaikki putkilokasvien museokokoelmiin rekisteröidyt löytötiedot ja antoi lopullisen valmiuden syy ja seuraus -ajatteluun floristiikassa. Hjeltin luettelo oli pohjana myös silloin, kun Suomi luovutti putkilokasvistonsa levinneisyystiedot Hulténin (1950) Luoteis-Euroopan kasviatlas-ta varten. Tämä pohjusti myös Suomen kansallisen atlashankkeen (Suominen 1965) ja johtavan suomalaispanoksen Atlas Florae Europaeae -suurprojektissa (Jalas ja Suominen 1967). Viimemainittu hanke vaikutti suuresti myös siihen, että

kasviston kartoitusta ruvettiin koordinoimaan ja systematisoimaan. Helsingin yliopiston kasvimuseo ryhtyi paikkaamaan pahimpia puutteita, kuten tiedonkeruun sattumanvaraisuutta, alueellista ja lajikohtaista epätasaisuutta sekä huonoa löytöpaikkatietojen päivitystilannetta. Suomi jaettiin 10 x 10 km:n ja 1 x 1 km:n ruutuihin, ja tavoitteeksi asetettiin mahdollisimman monen pikkuruuden lajiston inventointi kultakin isolta ruudulta (Kurtto ja Lahti 1985). Vaikka vasta 6,5 % alueestamme on tutkittu tarkkuudella 10 pikkuruutua isolta ruudulta, on voitu julkaista 1604 putkilokasvilajin tasoitusmenetelmällä laaditut yleisyyskartat (Lahti ym. 1995).

Löytöpaikkatietoja on menestyksellisesti käytetty kasvupaikkansa suhteen valikoivien lajien levinneisyyden, leviämisteiden ja yleisyyden muutosten syiden tutkimuksessa. Varsinkin kulttuurin seuralaiset ja erilaiset tulokaslajit ovat tätä kautta saaneet luotettavan analyysin. Klassinen esimerkki on pihasaunion (*Matricaria matricarioides*) vuonna 1849 alkaneen Suomen valloituksen seuranta ja kuvaus (Linkola ja Väänänen 1938). Yleisten, runsaiden ja monenlaisilla kasvupaikoilla kasvavien lajien muutoksia ei floristiikan menetelmin sen sijaan tavoiteta.

Kasvillisuustutkimuksen panos

Käsitys Suomen luonnonvaraisen kasvilisuuden alueellisesta vaihtelusta sekä kasviyhteisöjen ja kasvupaikan välisistä riippuvuussuhteista hahmottui lähes nykyiselleen jo 1900-luvun alkuun mennessä (Cajander 1909, 1913, Norrlin 1910). Kasvimaantieteen ja kasvillisuustutkimuksen kultaisina vuosikymmeninä (noin 1910–1970) kuva kasvillisuuden vyöhykkeisyydestä ja sen ilmastollisesta taustasta samoin kuin oppi kas-

vupaikoista ja niiden kasviyhteisöistä ekologisesti selitettynä järjestelmänä täydentyivät (Kalela 1961, Ruuhijärvi 1960, 1983, Havas 1961, Eurola 1962, Ahti ym. 1968, Eurola ym. 1984). Kasvillisuuden dynaamisuus, esim. jatkuva muutos sukkession puitteissa, ymmärrettiin jo varhain (Cajander ja Ilvessalo 1921). Tutkimuksessa kiinnitettiin kuitenkin varsin vähän huomiota muutokseen. Sekä kasvimaantieteessä että luokitustutkimuksessa kuvattiin ja analysoitiin sukkession kypsässä vaiheessa olevia mahdollisimman stabiileja kasviyhdyskuntia, koska arvioitiin sekä alueellisten että kasvupaikan laatua ilmentävien kasvillisuuspiirteiden olevan vakiintuneimmassa tilassaan sukkession myöhäisissä vaiheissa (Cajander 1926). Itse metsätyyppiteorian kehittäjäkin jätti metsäkasvillisuuden sukkession kuvaimisen jälkipolvien tehtäväksi, joka edelleen on varsin puutteellisesti suoritettu (Nieppola 1986).

Kulttuurin aiheuttamat kasviston muutokset kiinnostivat selvästi ensimmäisenä floristiikan ja kasvimaantieteen tutkijoita (esim. Linkola 1916). Kysymys kasvilajien alkuperästä ja alkuperäisyydestä floorassamme oli keskeinen myös leviämishistorian tutkimuksessa. Sen sijaan tutkimukset sukkessiosta tai esimerkiksi tulen luontaisesta vaikutuksesta jäivät harvalukuisiksi (Kujala 1926a, Sarvas 1937). Myös maatalouden osatekijöiden, kaskeamisen ja metsäladunnuksen kasvillisuusvaikutusten tuntemus jäi muutaman tutkimuksen varaan (Heikinheimo 1915, Linkola 1921, Hertz 1934). Hyvin varhainen esimerkki metsätalouden kasvillisuusvaikutusten tutkimuksesta on Tantun (1915) julkaisu suokasvillisuuden kehityksestä ojituksen jälkeen.

Vasta puuntuotosta parantavien toimenpiteiden tultua käytännön metsäta-

louteen, niiden kasvillisuusvaikutuksia alettiin selvittää. Metsäojitus ylsi jo 1930-luvulla merkittäviin pinta-aloihin (Ilvessalo 1942), joten se oli tässä vaiheessa myös ensimmäinen kasvillisuusvaikutusten tutkimuskohde. Sarasto (1951, 1957, 1961) kuvasi eteläsuomalaisten suotyyppien aluskasvillisuuden ojituksenjälkeisen sukkession selvänä tavoitteenaan soiden kuivatusvaiheiden luokittelu. Näin oli jo ennen metsäojituksen valtaosan suorittamista tiedossa, millaisia kasvillisuuden muutoksia oli odotettavissa. Myös myöhemmin ojituksen vaikutus suokasvillisuuteen on ollut suosittu tutkimuskohde. Niinpä toteutuneista ja odotettavissa olevista kasvillisuuden muutoksista on tutkimuksia tyydyttävästi. Ne kattavat kasvupaikkavaihtelun, alueellisuuden ja sukkession ajallisen ulottuvuuden varsin laajasti (mm. Mannerkoski 1976, Pienimäki 1982, Reinikainen 1984, 1988, Laine 1989, Hotanen ja Vasander 1992, Vasander ym. 1993, Laine ym. 1995, Larmola 1997, Hotanen ym. 1999). Tuloksia on pystytty soveltamaan mm. ojitettujen soiden luokittelun kehittämisessä (Laine 1989, Laine ja Vasander 1990).

Metsäojituksen kasvillisuusvaikutusten tuntemusta vastaavaa tiedon tasoa ei ole saavutettu minkään muun metsien käsittelymuodon kohdalla. Hakkuiden (Salemaa ja Jukola-Sulonen 1998, Jalonen ja Vanha-Majamaa 2001), muokkauksen (Kellomäki 1972, Ferm ja Pohtila 1977, Ferm ja Sepponen 1981) ja lannoituksen (Reinikainen 1965, Mälkönen ym. 1982, Grönlund 1988, Laitinen 1990, Vasander ym. 1993, Mäkipää 1994) vaikutuksista on käytettävissä tutkimustuloksia hajanaisesti, ja yleensä tulokset koskevat pienialaisia kokeita. Puulajin vaikutuksesta aluskasvillisuuteen on uusia tutkimuksia tuskin lainkaan. Osasyynä lieenee se, että Cajander

(1909) arvioi metsätyyppiteoriassaan, että puulajin vaikutus aluskasvillisuuteen on metsätyyppin tunnistettavuuden kannalta vähäinen. Ilvessalo (1922) toteasi tilastollisissa metsätyyppitutkimuksissaan selvää puulajista riippuvaista vaihtelua MT- ja OMT- kankaiden eri ikäluokkien aluskasvillisuuden lajimäärissä ja joidenkin lajien yleisyydessä ja runsaudessa. Nämä ansiokkaat työt eivät johtaneet jatkotutkimuksiin tällä metsäkasvillisuustutkimuksen tärkeällä osa-alueella.

Häiriintymättömän metsä- tai suokasvillisuuden muutoksen seuranta on vielä harvinaisempaa kuin toimenpiteiden vaikutusten tutkimus. Lähde ja Nieppola (1987) ja Nieppola (1992) analysoivat prof. Risto Sarvaan vuosina Etelä-Suomen CT- ja VT-männiköihin perustamien pysyvien koealojen kasvillisuuden 30 vuotta ensimmäisen inventoinnin jälkeen. Tulokset näistä käsittelemättömistä tai lähes käsittelemättömistä männiköistä muodostavat lähes ainoan tietolähteen metsäkasvillisuuden viimeaikaisesta taustamuutoksesta.

Koealoihin tai maasto-otoksiin perustuvien kokeiden tai tapaustutkimusten tuloksia tuskin voidaan käyttää siten, että niiden perusteella voitaisiin arvioida tai ennustaa metsätaloudellisten toimenpiteiden kasvillisuudelle aiheuttamia kokonaisvaikutuksia. Korkeintaan metsäojituksen kohdalla tämä näyttäisi mahdolliselta. Muiden metsänhoito ja -parannustoimenpiteiden vaikutusten arvioinnin osalta on tyydyttävä asiantuntijapäätelyyn (Miettinen 1996).

Kasvillisuusmuutosten tilastointi

Valinnasta otantaan

Otanta oli pitkään suomalaisille kasvi- maantieteilijöille ja kasvillisuustutkijoil-

le vieras asia. Tutkimusalue ja -kohteet valittiin. Määräkokoisten näytealojen asemesta inventoitiin tyypiltään yhtenäisiä kuvioita ja homogeenisia kasvupaikkoja. Palmgren (1917) toi tilastollisen ajattelun kasvimaantieteeseemme. Ilvessalo (1922) tutki tilastollisin menetelmin metsätyyppien kasvillisuutta Suomen eteläpuoliskon 58 kunnan alueella ja käytti jokseenkin tasakokoisia näytealoja, jotka kuitenkin sijoitettiin tietyin kriteerein valittuihin metsiköihin. Vasta kytkeydessään Valtakunnan metsien inventointiin (VMI) kasvillisuustutkimus joutui sitoutumaan systemaattiseen otokseen, joka VMI:ssa oli ollut vallitseva käytäntö jo alusta lähtien (Ilvessalo 1927). Vielä kolmannessa VMI:ssa kasvillisuuskoealojen osumista 'puhtaisiin' metsä- tai suotyypeihin ohjattiin tietyin kiintein säännöin (Kujala 1964). Joka tapauksessa kasvimaantieteellisen tutkimuksen voidaan tämän VMI:n alkaessa katsoa siirtyneen uuteen aikakauteen.

1950-luvun alussa systemaattisen inventoinnin motiivina oli kasvillisuuden alueellisen vaihtelun tutkiminen. Haluttiin saada aikaan perustilasto eri luonnonelementtien yleisyydestä, pintaaloista ja alueellisesta jakaumasta. Käytännön metsätalouden piirissä pohdittiin kysymystä metsätyyppien paralleelisuudesta ja sitä, tarvitaanko eri ilmastovyöhykkeille omat metsä- ja suotyyppinsä (Kujala 1938). Kasvitieteilijöitä askarruttivat edelleen kasvien leviämishistoria ja erilaiset ilmastollisesti määräytyvät lajistoelementit (ks. Hultén 1950). VMI3:ssa vuosina 1951–53 toteutettua kasvillisuusinventointia ei ollut ajateltu lähiaikoina toistettavaksi. Seuranta-ajatus tuli mukaan vasta, kun ympäristönäkökulma alkoi painottua (Kuusela 1979). Paitsi potentiaalisena ympäristöindikaattorina kasviyhteisöjen tuntemus on ollut tärkeää monissa metsien käytön ja hoi-

don operaatioissa sekä yleisemminkin metsätalouden ja ympäristönhoidon suunnittelussa.

VMI:n kasvillisuustulosten laskenta

Metsätalouden maan, mikä käytännössä merkitsee kaikkia metsiä ja soita sekä muiden maankäyttömuotojen ulkopuolelle jääviä maita, kasvillisuus on inventoitu VMI:n yhteydessä kolme kertaa. Inventoinnit on tehty vuosina 1951–53 suoritettuna VMI3:n yhteydessä, vuosina 1985–86 ennen VMI8:n aloitusta perustetuilla pysyvillä koealoilla ja vuonna 1995 samoilla pysyvillä koelaloilla. Nämä koalat, joista käytetään tässä artikkelissa nimitystä VMI85:n ja VMI95:n pysyvät koalat, muodostavat nykyisin muusta VMI:sta erillään olevan metsäekologisen seurantaverkon (Reinikainen ym. 1998). Kasvillisuusinventointien menetelmät on kuvattu yksityiskohtaisesti aikaisemmissa julkaisuissa (Kujala 1964, Reinikainen 1995, Reinikainen ym. 1998, Heikkinen ja Reinikainen 2000). Tässä artikkelissa menetelmiä kuvataan vain niin laajasti kuin nyt käsiteltävien tulosten ymmärtämiseksi on välttämätöntä (ikkuna 3). Menetelmiä ja tuloksia on esitelty laajemmin kirjassa 'Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa' (Reinikainen ym. 2000).

Kenttä- ja pohjakerroksen kasvilajien runsaus arvioitiin peittävyysprosentteina näytealasta. Kenttäkerrokseen luettiin kaikki varvut, heinät ja heinämaiset kasvit, ruohot sekä enintään 50 cm:n korkuiset puiden ja pensaiden taimet. Putkilokasvien sijoittelussa em. kasvumuotoryhmiin noudatettiin Retkeilykasvion (Hämet-Ahti ym. 1998) käytäntöä. Pohjakerrokseen luettiin sammat ja jäkälät. Jäkälä käsiteltiin kasveihin rinnastettavana kasvumuotoryhmänä. Kasvillisuusinventointien esiintymä- ja peittävyyssha-

Ikkuna 3: Valtakunnan metsien inventoinnin kasvillisuustutkimuksen menetelmät

Neljä ensimmäistä valtakunnan metsien inventointia (VMI) toteutettiin linja-arviointina (Ilvessalo 1927). Niin myös kasvillisuusinventointi VMI3:ssa tehtiin linjoille sijoitetuilta koealoilta. Linjatiheys oli erilainen maan eri osissa, etelässä tiheimmillään 13 km, Lapissa harvimmillaan 20 km (Ilvessalo 1956, Heikkinen ja Reinikainen 2000). Linjastoon jäi kasvillisuusinventoinnin osalta aukkoja biologin puuttuessa inventointiryhmästä tai koealojen ja aineiston hylkäämisen johdosta (Kujala 1964, Heikkinen ja Reinikainen 2000). Ympyräkoealat sijaitsivat linjalta kilometrin välein. Niiden koko oli 100 m². Kasvillisuuskoealoja ei tehty joutomaalla. Näin ollen aineistosta puuttuvat avosuot ja kaikkein vähäpuustoisimmat suot sekä kalliomaat yms. Kaiken kaikkiaan kasvillisuusaineistoa oli käytettävissä noin 11 000 koealalta.

Viidennessä VMI:ssa (1964–67) siirryttiin nk. lohkoinventointiin (Kuusela ja Salminen 1969). Maa jaettiin yhtenäiskoordinaatein määriteltyihin suorakaiteen muotoisiin lohkoihin, joiden sivujen pituudet ovat vaihdelleet 7 kilometristä 10 kilometriin samaan tapaan kuin linjojen väli aikaisemmin. Koko maan yli ulottuneet yhtenäiset arviointilinjat korvattiin jokaiselle lohkolle vakiopaikkaan sijoitetuilla, päivän työrupeamaksi mitoitetuilla lohko-linjoilla. Kyseessä on siten systemaattinen ryväsotanta, jossa yhden lohkon koealat muodostavat rypään (Tomppo ym. 1998).

Pysyvät koealat, joilta VMI:n kas-

villisuusaineisto vuosina 1985–86 ja 1995 on kerätty, sijoitettiin tietyn etäisyyden päähän VMI7:n lohkolinjoista edustamaan Koillis-Suomen ja Lapin metsälautakuntien alueilla 24 x 32 km:n ja muualla maassa 16 x 16 km:n suuruisia lohkoja. Kunkin lohkolinjan pohjois-eteläsuuntaiselle sivulle sijoitettiin Koillis-Suomessa ja Lapissa kolmen, muualla neljän pysyvän koealan ryväs. Koeala perustettiin, jos se ainakin osittain osui metsä-, kitu- tai joutomaalle.

Kenttä- ja pohjakerroksen kasvilajien runsaus arvioitiin peittävyysprosentteina näytealasta. VMI3:ssa lajikohtaiset peittävyydet (%) arvioitiin koko yhden aarin (100 m²) suuruiselta koealalta. Pysyvien koealojen inventoinneissa 1985–86 (VMI85) ja 1995 (VMI95) peittävyydet arvioitiin neljältä kolmen aarin (300 m²) koealalle määrävälein sijoitetulta 2 m²:n suuruiselta näyteruudulta. Näyteruuduilta todettujen peittävyyksien keskiarvoa käytettiin kasvilajin keskipeittävyytenä koealalla. Kun VMI3:ssa koealan lajisto tuli kirjatuksi koko 100 m²:n ympyrältä, etsittiin myös VMI85:ssa ja VMI95:ssa koealan lajit myös näyteruutujen ulkopuolelta koko 300 m²:n koealalta. Nämä nk. ulkolajit otettiin huomioon esiintymisfrekvenssejä laskettaessa.

Koealatiheyden alueittaista vaihtelua kompensoitiin painottamalla koealoittaisia havaintoja eri kertoimilla. Vuosien 1951–53 VMI3:n koealoille painokertoimena käytettiin ko. alueella sovellettua linjaväliä (6,5–20 km).

VMI85:n ja VMI95:n pysyvien koealojen aineistossa Koillis-Suomen ja Lapin metsälautakuntien havainnot saivat nelinkertaisen painon muihin verrattuna, koska näillä alueilla koealaverkon tiheys oli neljänneksen muun maan tiheydestä

Kirjallisuus

Heikkinen, J. & Reinikainen, A. 2000. Inventointiaineistot ja tulosten laskenta. Teoksessa: Reinikainen, A. ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 44–59.

Ilvessalo, Y. 1927. Suomen metsät. Tulokset vuosina 1921–1924 suoritetusta valtakunnan metsien arvioimisesta. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 11. 616 s.

— 1956. Suomen metsät vuosista 1921–24

vuosiin 1951–53. Kolmeen valtakunnan metsien inventointiin perustuva tutkimus. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 47(1). 227 s.

Kujala, V. 1964. Metsä- ja suokasvilajien levinneisyys- ja yleisyys-suhteista Suomessa. Vuosina 1951–1953 suoritettun valtakunnan metsien III linja-arvioinnin tuloksia. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 59(1). 137 s. + 196 karttakuvaa.

Kuusela, K. & Salminen, S. 1969. The 5th national forest inventory in Finland. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 69(4). 72 s.

Tomppo, E., Henttonen, H., Korhonen, K.T., Aarnio, A., Ahola, A., Heikkinen, J., Ihalainen, A., Mikkeli, H., Tonteri, T. & Tuomainen, T. 1998. Etelä-Pohjanmaan metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1968–97. Metsätieteen aikakauskirja 2B/1998: 293–374.

vainnoista laskettiin yleisyyttä ja runsautta kuvaavia tunnuslukuja koko aineistosta ja sen eri ositteista. Yleisyydellä eli frekvenssillä tarkoitetaan kasvilajin esiintymisprosenttia koealajoukossa. Runsautta mitattiin keskimääräisellä peittävydellä.

Kaikkien kolmen inventoinnin aineistosta laskettiin kasvilajien frekvenssit (F), keskiyeittävydet (D) ja osuudet kasvillisuuskerroksen peittävydestä (Dk) sekä keskiyeittävydet niillä koealoilla, joilla laji esiintyi (De). Alueelliset ositteet olivat koko maa, Etelä-Suomi ja Pohjois-Suomi, ja maalajityypin mukaiset ositteet kivennäismaat ja turvemaat. Jako tehtiin VMI85:n ja VMI95:n osalta koealan keskipistekuvion maalajin mukaan. Esiintymisfrekvenssejä laskettaessa otettiin VMI85:ssa ja

VMI95:ssa mukaan myös nk. ulkolajit.

Laskennassa, joka suoritettiin runsaskarttojen (kartat 1–6) laadintaa varten, käytettiin kaikista inventoinneista vain metsä- ja kitumaiden aineistoa, koska VMI3:n osalta tiedot joutomaiden (avosuot, kalliokarukot ym.) kasvillisuudesta olivat puutteelliset. Vastaavat yleisyyden ja runsauden tunnusluvut laskettiin myös eliömaakunnittain kaikille kolmelle inventointiajankohdalle (ks. kartat 7 ja 8)

Koealoittaisten VMI-havaintojen tilastollisessa yleistämisessä karttaesityksiä varten sovellettiin yleisesti käytettyä kriging-menetelmää (ks. Heikkinen ja Reinikainen 2000). Sen avulla voidaan mihiin tahansa pisteeseen liittää tämän ympäristössä tehtyihin havaintoihin perustuva arvio, spatiaalinen ennuste, kohde-

muuttujan arvolle. Kukin kartake sisältää runsaat 300 000 ennustetta kilometrin välein sijaitsevilla pisteillä siltä osin kuin ne osuvat maalle. Arviot esitetään luokiteltuina maksimissaan 10 luokkaan, joita kuvataan eri värisävyillä. Luokkarajat vaihtelevat karttateemoittain sekä runsauskarttojen osalta myös kasvilajien välillä. Sama värisävy saattaa siis eri kartoissa viitata eri runsausluokkaan.

Toisen, edellisestä poikkeavan laskennan pohjalta tarkasteltiin kasvilajien yleisyyttä ja runsautta kasvupaikan suhteen vuosien 1985–86 aineistossa (kuvat 2 ja 3). Tässä laskennassa myös joutomaan koealat olivat mukana. Koealoja ei käsitelty kokonaisuuksina vaan havainnot luettiin näyteruutunsa kasvupaikan mukaisiin ositteisiin ja kaikkia kyseisen ositteen ruutuja käytettiin keskiarvojen laskemiseen. Yleisyysarvot (frekvenssit) laskettiin niin, että ne mittaavat esiintymistodennäköisyyttä 2 m²:n ruudussa. Kivennäismailla laskettiin frekvenssit ja keskipeittävyudet kasvupaikkatyypeittäin (VMI:n kasvupaikkatyyppit 1–6, Kuusela ja Salminen 1969) sekä vallitsevan puujakson ikäluokittain (kuva 3). Turvemailla laskenta suoritettiin pääryhmän (korpi, räme, avosuo) ja kasvupaikkatyyppien 1–6 vastaavan ravinteisuusluokan mukaisissa ositteissa sekä ojitussukessiovaiheittain (ojittamaton, ojikko, muuttuma, turvekangas, kuva 4).

Tämän kirjoituksen taulukoissa 1–3 esitetyt luvut ovat poimintoja teoksen Reinikainen ym. (2000) koko maan aineistosta eri maalajityypeille lasketuista sadan yleisimmän kasvilajin yleisyyden ja runsauden esittelevistä taulukoista. Artikkelin kuvat 2–4 sekä kartat 1–6 ovat samassa teoksessa julkaistua aineistoa uudelleen ryhmiteltynä. Karttoja 7 ja 8 varten niihin sisältyvien kasvilajien suhteelliset peittävyudet (Dk, osuudet kent-

täkerroksen peittävyudesta) laskettiin eliömaakunnittain.

Päätuloksia kolmesta valtakunnallisesta kasvillisuusinventoinnista

Lajisto ja yleisyys

Lajimäärien, lajiston ja yleisyyslukujen vertailukelpoisuutta inventointien välillä heikentävät erot otannassa, arvointimenetelmissä ja lajinmääritystarkkuudessa. Inventoinneissa tavatut kokonaislajimäärät (= käytettyjen taksonien määrä) ovat eri ajankohtina samaa suuruusluokkaa (VMI3 875, VMI85 712 ja VMI95 837 lajia). Noin 25 % lajistosta on kuitenkin ei-yhteistä ja niin harvinaisia, että otanta on niille riittämätön.

Lajimäärän lievä väheneminen on ilmeisempää turvemailla kuin kivennäismailla. Etelä-Suomen turvemailla lajiston vaihtuvuus on myös sadan yleisimmän lajin kohdalla suurin. Kasvumuotorhytmittain tarkasteltuna suurimmat lajistolliset muutokset ovat ruoholajiston väheneminen 1950-luvun tasosta sekä kivennäis- että turvemailla ja heinämaisten kasvien lajimäärän pieneneminen turvemailla. Aitosammallajien määrä on selvästi kasvanut turvemailla. Yleiset varpu- ja rahkasammallajit ovat pitäneet näiden kahden ryhmän lajimäärät inventoinnista toiseen varsin vakaina.

Sadan yleisimmän lajin joukko on inventoinnista toiseen säilynyt sekä koko maan tilastossa että alueellisissa ja maalajin mukaisissa ositteissa verraten samanlaisena. Yleisyyslistan alkupäässä, 20 yleisimmän lajin joukossa, on tapahtunut vain vähäisiä muutoksia lajien yleisyysjärjestyksessä. Kymmenen yleisimmän joukkoon on koko valtakunnan

aineistossa eri inventoinneissa yltänyt kivennäismailla vain 13 lajia ja turvemailla 14 lajia (taulukko 1). Mitä harvinaisempiin lajeihin listalla edetään, sitä suurempia ovat lajiston vaihtuvuus ja yleisyysjärjestyksen muutokset. Samalla kuitenkin tilaston luotettavuus heikkenee.

Runsaus

Kokonaispeittävyys

Kasvillisuuden kokonaispeittävyys arvioitiin VMI3:ssa keskimäärin huomattavasti suuremmaksi kuin VMI85:ssa (Reinikainen ym. 1998), ja väheneminen on VMI95:n mukaan jatkunut. Vuonna 1995 keskimääräinen kokonaispeittävyys (kenttä- ja pohjakerroksen yhteispeittävyys) oli noin 94 % oltuaan 1950-luvun alussa noin 166 %.

Aikaisemmissa raporteissa (Reinikainen ym. 1998, 2000) on pohdittu, mikä on arviointimenetelmän erojen osuus todettuihin peittävyyseroihin. Vaikutusta ei voida tilastollisesti testata. Siitä voidaan korkeintaan esittää loogisia arveluja. Esitettyä otaksumaa siitä, että VMI3:ssa käytetty tapa arvioida peittävyydet koko yhden aarin koealalta kasvuston peittävyytenä tuottaa yliarvioita, tukee mm. se, että todettu peittävyyden aleneminen on selvästi suurempi kenttäkerroksessa kuin pohjakerroksessa.

Myös ilmeisiä syitä aluskasvillisuuden kokonaispeittävyyden muuttumiseen ja erityisesti sen vähenemiseen on talousmetsissämme tarjolla. Tarkasteltaessa kasvilajien peittävyyden suhdetta metsikön ikään (esim. Ilvessalo 1922), kuten on tehty noin sadan lajin kohdalla VMI85:n aineistossa (Reinikainen ym. 2000), todetaan, että lajien enemmistöllä peittävyys riippuu voimakkaasti metsikön iästä. Useimmilla näistä peittävyys kasvaa metsikön vanhetessa. Näin siis

metsien tasoittunutta ikäluokkakajakaumaa ja vanhojen metsien vähenemistä (Tomppo 2000) voidaan pitää yhtenä syynä kokonaispeittävyyden vähenemiseen. Nuoret ja keski-ikäiset metsät ovat nykyisin runsaspuustoisempia ja tiheämpiä kuin 1950-luvulla (Tomppo 2000), mikä vähentää aluskasvillisuutta. Toisaalta kokonaispeittävyyden vähenemistä on todettu myös vanhoissa metsissä (Vanha-Majamaa ym. 2000). Monilla nykyisen metsänhoidon ja -parannuksen keskeisillä toimenpiteillä, erityisesti hakkuilla (Jalonen ja Vanha-Majamaa 2001, Vanha-Majamaa 2001), muokkauksella (Salemaa ja Jukola-Sulonen 1998) ja ojituksella (Vasander ym. 1993) on todettu olevan nopeita aluskasvillisuuden peittävyyttä pienentäviä vaikutuksia (kuva 2).

Kokonaispeittävyyden väheneminen on ollut suhteellisesti sama kivennäis- ja turvemailla, ja vuonna 1995 peittävyys oli enää alle 60 % 1950-luvun alun tasosta. Kenttäkerroksen peittävyys on vähentynyt suhteellisesti enemmän kuin pohjakerroksen peittävyys. Väheneminen on ollut suurinta turvemailla, missä kenttäkerroksen peittävyys oli 1995 enää 50 % 1950-luvun alun tasosta. Pohjakerroksen peittävyys on taas turvemailla säilyttänyt tasonsa paremmin kuin kivennäismailla, ja se oli VMI95:ssä vielä 72 % VMI3:n arvosta. Kivennäismailla vastaava luku oli 63 %.

Peittävyys kasvumuotoryhmittäin

Peittävyyden vähenemistä on tapahtunut kaikissa kasvumuotoryhmissä, suhteellisesti eniten kivennäismaiden jäkälissä, joiden peittävyys on 1950-luvun keskiarvosta 12 % pudonnut vuoteen 1995 mennessä 3 %:iin. Eniten ovat peittävyyttään pinta-alana menettäneet varvut ja rahkasammalet. Varpujen alkuaan noin 50 %:n kokonaispeittävyys on VMI85:een men-

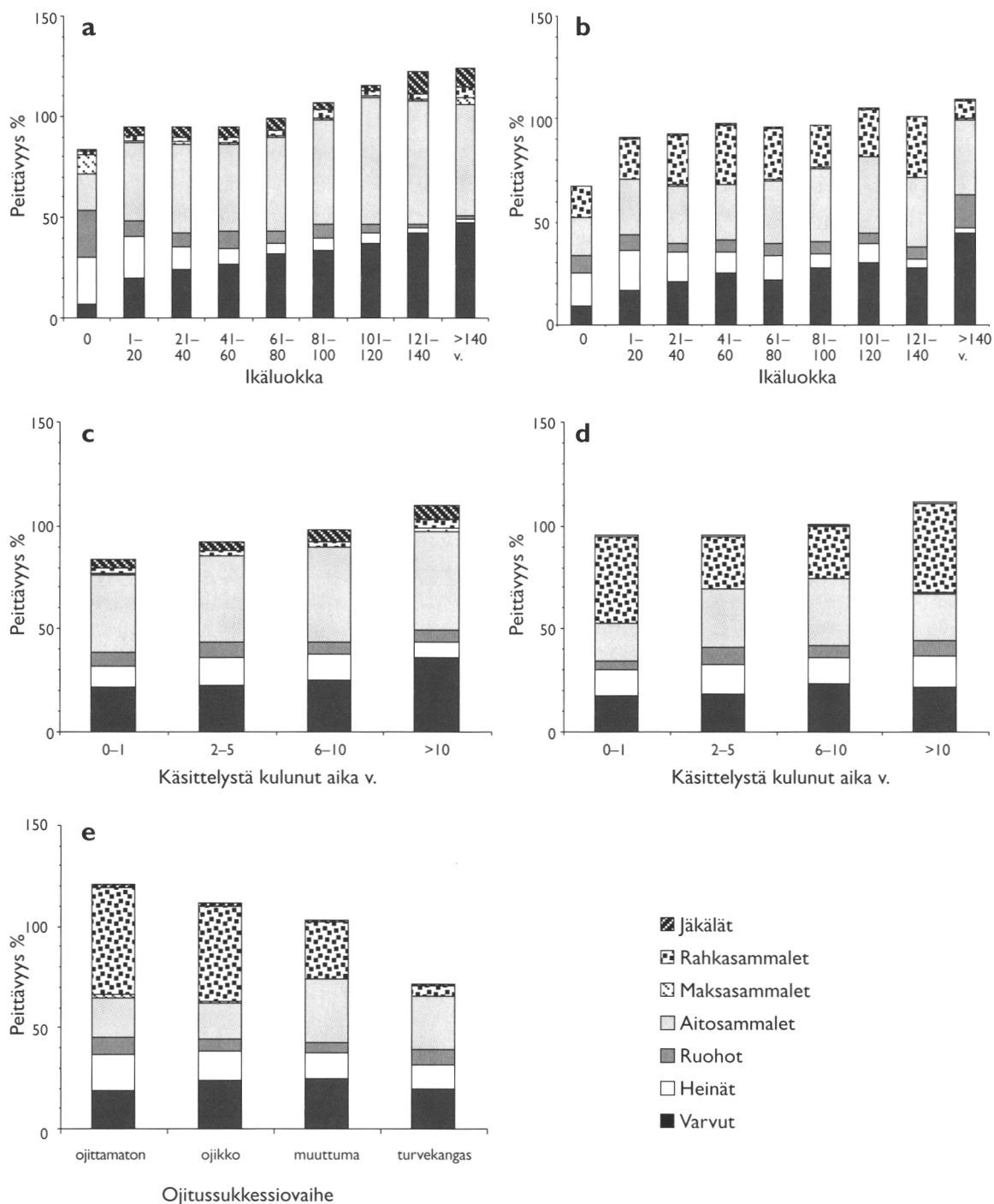
Taulukko 1. Kasvilajit, jotka ovat joko kivennäis- tai turvemailla olleet vähintään yhdessä kolmesta VMI:n kasvillisuusinventoinneista (VMI3, VMI85, VMI95) yleisyysjärjetyksessä 10 yleisimmän kasvin joukossa. F = esiintymisfrekvenssi (%), D = keskipeittävyys (%), sija yht. = kolmen inventoinnin sijalukujen (sija) summa.

Kivennäismaat

Laji	VMI3			VMI85			VMI95			Sija yht.
	Sija	F	D	Sija	F	D	Sija	F	D	
Puolukka	1.	94.8	19.5	1.	96.9	7.7	2.	95.1	6.9	4
Seinäsammas	2.	92.4	32.8	2.	96.7	26.2	1.	95.8	21.9	5
Mustikka	3.	91.6	21.8	3.	94.2	10.1	3.	93.8	9.1	9
Metsälauha	4.	74.3	5.6	5.	80.5	4.3	4.	80.7	2.9	13
Metsäkerrossammas	5.	72.3	16.6	6.	72.6	6.0	6.	70.0	5.1	17
Kangaskynsisammas	6.	58.4	1.8	7.	68.0	3.0	8.	69.7	2.4	21
Harmaaporonjäkäle	8.	49.6	3.8	9.	62.9	1.8	10.	60.5	1.0	27
Kivikynsisammas	18.	33.1	0.7	4.	82.7	3.5	7.	69.7	1.5	29
Korpikarhunsammas	11.	43.2	3.5	10.	59.5	3.5	9.	60.9	2.4	30
Variksenmarja	7.	49.8	7.5	12.	53.1	5.5	12.	54.4	4.4	31
Valkoporonjäkäle	10.	46.5	3.6	11.	54.5	2.3	11.	55.1	1.0	32
Kevätpiippo	9.	48.5	0.4	13.	48.9	0.2	13.	52.3	0.2	35
Torvijäkälät	22.	24.0	1.2	8.	64.2	0.8	5.	70.7	0.4	35

Turvemaat

Laji	VMI3			VMI85			VMI95			Sija yht.
	Sija	F	D	Sija	F	D	Sija	F	D	
Seinäsammas	1.	72.6	10.4	1.	87.7	12.7	1.	87.1	11.8	3
Puolukka	2.	68.5	9.1	4.	76.6	3.7	2.	77.7	3.9	8
Juolukka	3.	65.1	7.0	3.	77.4	5.2	3.	76.1	4.7	9
Variksenmarja	5.	59.3	6.4	5.	70.7	4.6	4.	70.8	4.2	14
<i>Sphagnum recurvum</i> coll.	7.	54.1	16.2	2.	83.8	15.6	6.	69.4	11.6	15
Mustikka	4.	62.2	8.8	13.	60.2	4.0	5.	69.6	4.8	22
Korpikarhunsammas	10.	51.3	9.4	7.	63.1	4.8	7.	65.4	3.8	24
Muurain	9.	52.0	5.1	10.	61.1	3.0	8.	63.4	3.0	27
Suopursu	6.	57.9	6.4	12.	60.6	2.5	11.	60.7	2.2	29
Suonihuopasammas	15.	37.8	0.7	6.	63.6	0.9	10.	60.9	0.5	31
Suokukka	12.	45.1	2.6	8.	63.0	0.8	13.	59.7	0.8	33
Pallosara	8.	53.8	7.0	15.	56.7	3.0	14.	54.7	1.6	37
Varvikkorahkasammas	14.	40.9	5.4	17.	55.2	6.2	9.	63.1	7.5	40
Isokarpalo	18.	36.0	2.0	9.	61.4	0.6	17.	53.8	0.5	44



Kuva 2. Metsän ikäluokan ja käsittelyjen vaikutus aluskasvillisuuden kokonaispeittävyys- sekä eri kasvumuotoryhmien peittävyys VMI85:n kasvillisuusaineiston mukaan. a. Ikäluokan vaikutus kivennäismaiden metsissä, b. Ikäluokan vaikutus ojitettujen turvemaiden metsissä, c. Metsänkäsittelyn ja siitä kuluneen ajan vaikutus kivennäismaan metsissä, d. Metsänkäsittelyn ja siitä kuluneen ajan vaikutus turvemaan metsissä ja e. Ojitussuksessiovaiheen vaikutus turve- mailla.

nessä vähentynyt noin puoleen VMI3:n tasosta ja siitä vielä muutaman prosenttiyksikön vuoteen 1995 mennessä. Rahkasammalet ovat turvemaiden menettäneet noin kolmanneksen kokonaispeittävydestään (kuva 2 e), mutta kivennäismaiden niiden suhteellisen vähäinen peittävyys on noussut.

Kasvumuotoryhmien keskimääräiset osuudet kerroksensa kasvillisuudesta ovat muuttuneet 1950-luvun alun jälkeen. Suhteellista osuuttaan ovat kasvattaneet kenttäkerroksessa puiden ja pensaiden taimet ja pohjakerroksessa kaikki sammalryhmät (Vanha-Majamaa 2000a). Turvemaiden erityisesti aitosammalet ovat kasvattaneet osuuttaan, mutta yksinpä turvemaiden rahkasammaletkin ovat lisänneet suhteellista osuuttaan, vaikka ovatkin tuntuvasti menettäneet peittävyystään. Osuutensa ovat suurin piirtein säilyttäneet ruohot ja kivennäismaiden heinämäiset kasvit. Turvemaiden heinämäisten kasvien osuus on pienentynyt. Myös suhteelliset peittävyydet kertovat varpujen olevan kenttäkerroksessa muille ryhmille kasvutilaa luovuttanut kasvumuotoryhmä.

Yksittäisten lajien peittävyys

Kokonaispeittävyyden väheneminen koostuu lajien enemmistön peittävyyden pienemisestä.

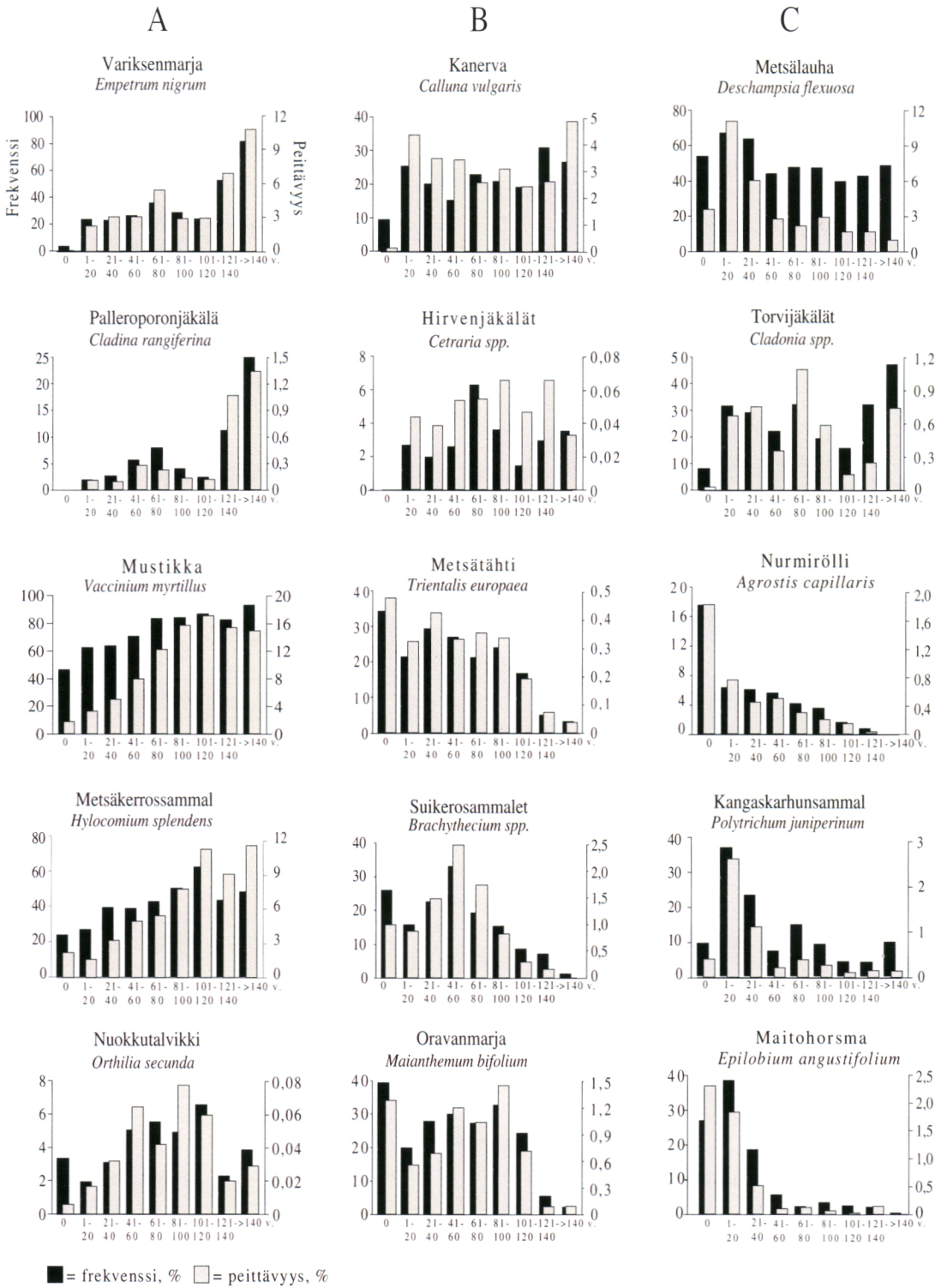
Sadasta VMI3:n yleisimmästä lajista 74 lajin peittävyys on arvioitu VMI85:ssä pienemmäksi kuin 1950-luvun alussa. Suurin osa peittävyyden pienemisestä lankesi muutaman alkuaan vallitsevan lajin osalle. Kangasmetsien valtavarrut mustikka (*Vaccinium myrtillus*) ja puolukka (*Vaccinium vitis-idaea*) ovat vähentyneet selvimmin, ja yksin niiden peittävyyden vähenemisestä 1950-luvulta vuoteen 1995 kertyy 20 peittävyydsprosenttiyksikköä. Vain 20 lajin peittävyys on kasvanut, ja kuusi lajia

on arvioitu keskimäärin yhtä peittäviksi VMI3:ssa ja VMI85:ssä. Kuitenkin absoluuttiselta peittävyydeltään vähentyneistä lajeista 21 on lisännyt suhteellista osuuttaan tai säilyttänyt sen 1950-luvun tasolla.

Lajeista, joiden peittävyys on vähentynyt, erottuu useita kasvupaikkavaatimuksiltaan suhteellisen yhtenäisiä ryhmiä. Selvin ja runsaslajisin (17 lajia) niistä on suokasvit, jotka valtaosin ovat märkien ja vähäpuustoisten soiden lajeja. Näitä ovat esim. suokukka (*Andromeda polifolia*), isokarpalo (*Vaccinium oxycoccos*), vaivero (*Chamaedaphne calyculata*), rahkasara (*Carex pauciflora*), jouhisara (*C. lasiocarpa*), raate (*Menyanthes trifoliata*). Yleiset räme- ja korpilajit, esim. juolukka (*Vaccinium uliginosum*), muurain (*Rubus chamaemorus*) ja vaivaiskoivu (*Betula nana*) taas kuuluvat pääosin ryhmään, joka on absoluuttisen peittävyyden vähenemisestä huolimatta nostanut suhteellista osuuttaan kasvillisuudessa.

Kivennäismaiden vähentyneissä kasveissa erottuu neljä ryhmää:

- (1) Kuivimpien kankaiden alkuaan vähävaltaiset putkilokasvit, keltaliekko (*Diphasiastrum complanatum*), lampaanpöytä (*Festuca ovina*) ja kissankäpälä (*Antennaria dioica*) ovat sekä selvästi harvinaistuneet että menettäneet peittävyystään.
- (2) Poronjäkälät (*Cladina rangiferina*, *C. arbuscula* ja *C. stellaris*) ovat pysytelleet yleisyystilaston kärkisijoilla, mutta niiden peittävyys on vuoteen 1995 mennessä romahtanut alle kolmannekseen 1950-luvun tasosta.
- (3) Kuivahkojen ja tuoreiden kankaiden selvimmin vähentyneet kasvit ovat lajeja, joiden runsauden painopiste on vanhoissa metsissä (ks. Reinikainen ym. 2000). Puolukka, mustikka, metsäkerrossammal (*Hylocomium*



Kuva 3. Yleisten metsäkasvien runsaus (peittävyys) ja yleisyys (esiintymisfrekvenssi) ikäluokittain kivennäismaan metsissä VMI85:n aineiston mukaan. A = vanhoihin metsiin painottuneita lajeja, B = monenikäisissä metsissä esiintyviä lajeja ja C = nuoriin metsiin painottuneita lajeja.

splendens), vanamo (*Linnaea borealis*), pilkkunahkajakälä (*Peltigera aphthosa*), pohjankorvajäkälä (*Nephroma arcticum*), nuokkotalvikki (*Orthilia secunda*), turkkikynsisammal (*Dicranum fuscescens*), sulkasammal (*Ptilium crista-castrensis*), metsäliekosammal (*Rhytidiadelphus triquetrus*) ovat tällaisia lajeja.

- (4) Metsäkasvillisuudelle enemmän tai vähemmän epätyypilliset, niittymäisillä ja kulttuurin luomilla kasvupaikoilla suurimman runsautensa saavuttavat ruohot ja heinät, ahomansikka (*Fragaria vesca*), nurmirölli (*Agrostis capillaris*), hietakastikka (*Calamagrostis epigeios*), rätvänä (*Potentilla erecta*), keltanot (*Hieracium* spp.), rohtotädyke (*Veronica officinalis*) ja nurmitädyke (*Veronica chamaedrys*) ovat vähentyneet selvästi.

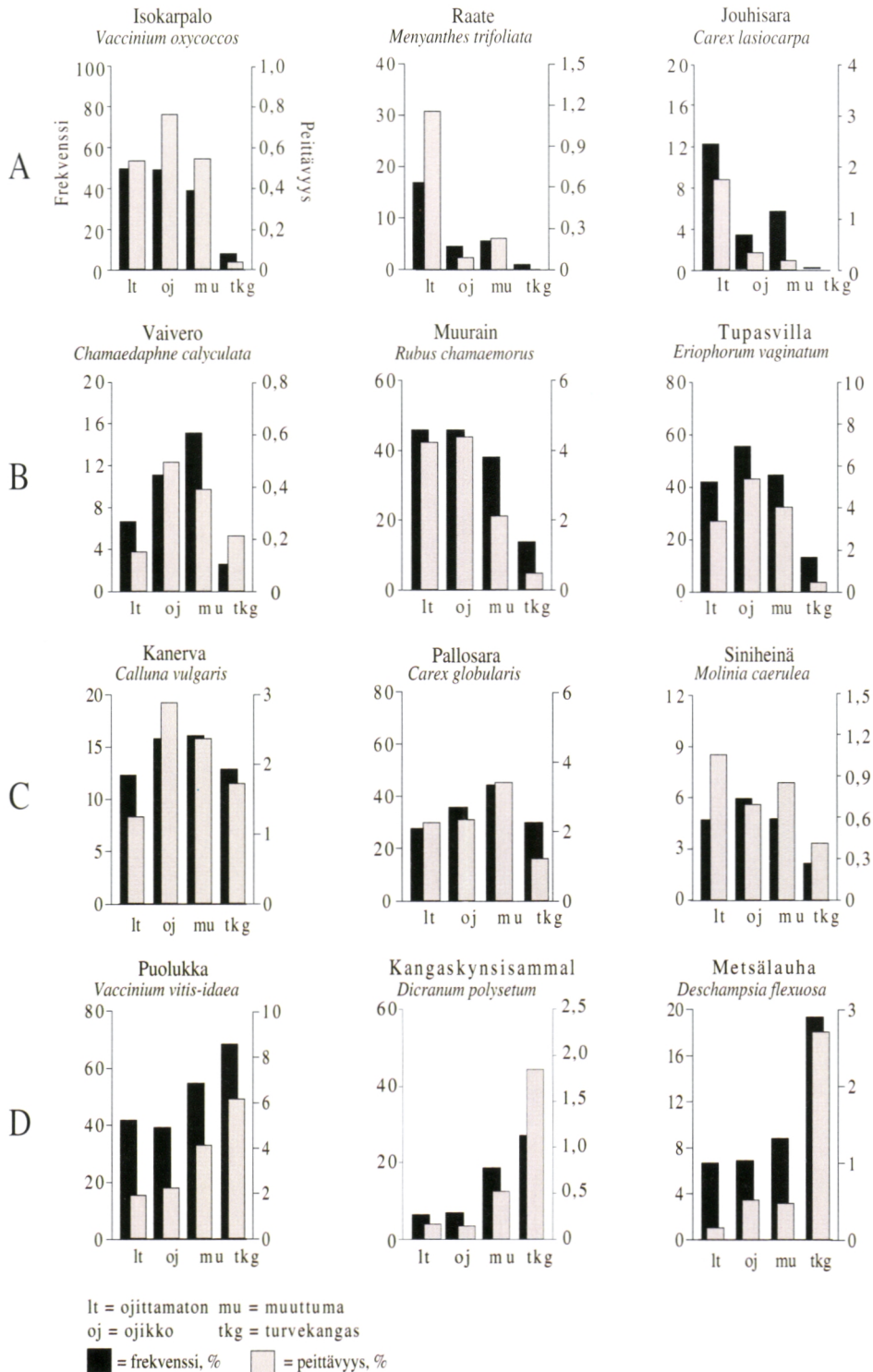
Absoluuttista peittävyytään lisäneiden, sen tason säilyttäneiden tai suhteellista osuuttaan selvästi nostaneiden lajien joukosta erottuu viisi jokseenkin selvää ryhmää:

- (1) Kivennäismaiden nuorten metsien lajit, joista osa tunnetaan vanhastaan pioneirilajeina: metsäkastikka (*Calamagrostis arundinacea*), maitohorsma (*Epilobium angustifolium*), vadelma (*Rubus idaeus*), kangaskarhunsammal (*Polytrichum juniperinum*), metsälauha (*Deschampsia flexuosa*). Sadan yleisimmän lajin joukkoon ovat 1950-luvun jälkeen lisäksi nousseet mm. pioneerisammal-let nuokkuvarstasammal (*Pohlia nutans*) ja kulosammal (*Ceratodon purpureus*). Sekä kivennäis- että turvemaidella ovat torvijäkälät (*Cladonia* spp.) voimakkaasti yleistyneet ja runsastuneet.
- (2) Kynsisammallajit kangaskynsisammal (*Dicranum polysetum*), kivikyn-

sisammal (*D. scoparium*), isokynsisammal (*D. majus*) ja pohjankynsisammal (*D. drummondii*) ovat lisäneet absoluuttista peittävyytään.

- (3) Useat lehtojen ja lehtomaisten kasvupaikkojen ruohot ovat hienoisesti runsastuneet. Näitä ovat metsäalvejuuri (*Dryopteris carthusiana*), joka on hieman runsastunut kivennäismailla, mutta erityisesti vallannut alaa ojitetuilla turvemaidella, kielo (*Convallaria majalis*), lillukka (*Rubus saxatilis*), metsäimarre (*Gymnocarpium dryopteris*), käenkaali (*Oxalis acetosella*) sekä metsäkurjenpolvi (*Geranium sylvaticum*).
- (4) Myös muutama reheväkköjen korpikasvupaikkojen (reunavaikutteisten turvemaiden) laji osoittaa samansuuntaista muutosta: korpikastikka (*Calamagrostis purpurea*), metsäkorte (*Equisetum sylvaticum*), harmaasara (*Carex canescens*), suo-orvokki (*Viola palustris*) ja mesimarja (*Rubus arcticus*).
- (5) Muutamat rämeiden mätäspintalajit ovat hieman runsastuneet. Näitä ovat: varvikkorahkasammal (*Sphagnum russowii*), suonihuopasammal (*Aulacomnium palustre*), rämekarhunsammal (*Polytrichum strictum*), kangasrahkasammal (*Sphagnum capillifolium*), ja rahkasammalryhmä (*S. recurvum* coll.).

Edellä esitetty karkea ryhmittely antaa yleiskuvan niistä muutossuunnista, jotka 1950-luvun jälkeen ovat vallinneet metsä- ja suokasvillisuudessamme. Koko maan kaikkien kasvupaikkojen tilastoon perustuvat päätelmät tietenkin täsmentyvät, kun otetaan huomioon, että runsaudenmuutoksissa on huomattavia alueellisia eroja, ja että muutokset voivat eri kasvupaikoilla olla erisuuruisia ja jopa voimakkaastikin erisuuntaisia. Selvin



Kuva 4. Yleisten suokasvien runsaus (peittävyys) ja yleisyys (esiintymisfrekvenssi) turvemilla VMI85:n aineiston mukaan. A = ojitussukcession kuluessa jyrkästi väheneviä lajeja, B = nuorilla ojitusalueilla menestyviä, mutta turvekangasvaiheessa väheneviä lajeja, C = kuivatusvaikutusta hyvin kestäviä suokasveja ja D = kuivatussukcession edetessä runsastuvia metsäkasveja

esimerkki eri suuntiin tapahtuvista muutoksista on metsien valtavarpujen ja joidenkin metsäsammalten peittävyiden erilainen trendi kivennäismailla ja turvemailla. Samaan aikaan kun ne ovat vähentyneet kankailla, niille syntyy ojiteuilla soilla uusia kasvupaikkoja turvekangasvaiheen lähestyessä.

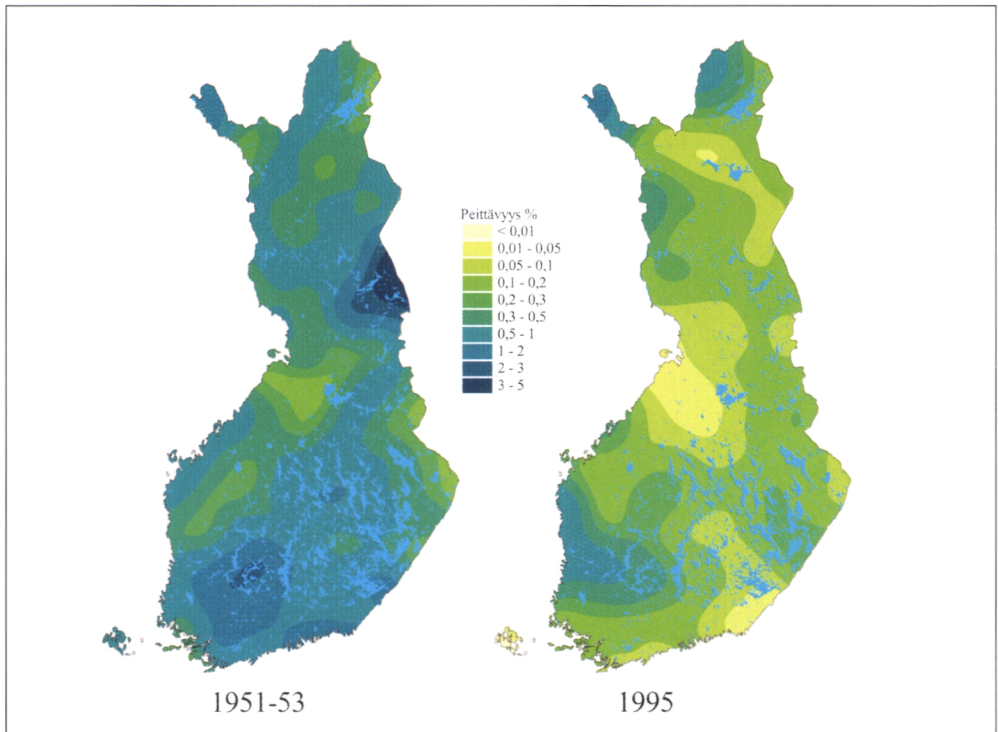
Lajien runsauden muutosten alueellisuus

Kartat ja niiden tulkinta

Noin sadan yleisimmän metsä- ja suokasvin peittävyiden muutoksen alueellista vaihtelua on tarkasteltu kriging-menetelmällä laadittujen karttojen avulla (Reinikainen ym. 1998, 2000). Karttoissa käytettiin lähtöaineistona alkuperäisiä korjaamattomia koealakohtaisia peittävyysarvoja. Eri ajankohtia kuvaavia

karttoja vertailtaessa on syytä ensisijaisesti kiinnittää huomiota runsauden alueelliseen jakaumaan. Absoluuttisiin peittävyysarvoihin ja niiden muutoksiin tulee sen sijaan suhtautua varauksin. Aikaisempiin kasvien levinneisyyttä kuvaaviin karttaesityksiin verrattaessa on muistettava, että nyt kuvataan kasvin runsautta peittävyiden avulla, kun levinneisyyskartta tavallisesti kuvaa yleisyyttä merkitsemällä esiintymiä ja yleistämällä niistä yhtenäisen esiintymisen alueita (esim. Hultén 1950, Kujala 1964, Lahti ym. 1995). VMI:n otantaan perustuvat kartoitukset näyttävät monien lajien kohdalla hahmottavan hyvin lajin levinneisyyskarttoissa kuvatus kutakuinkin yhtenäisen esiintymisen alueen.

Seuraavassa tarkastellaan lajikohtaisten karttojen avulla muutamia esimerkiksi kasveja edellä kuvatuissa lajiryhmissä selvimpiä runsausmuutoksia 1950-luvul-



Kartta I. Vanamon peittävyys VMI3:n ja VMI95:n mukaan. Kivennäismaat ja turvemaat.

ta vuoteen 1995 osoittaneista lajeista. Muutosten tulkinnessa sovelletaan työtappaa, jota em. teoksen (Reinikainen ym. 2000) lajikohtaisissa artikkeleissa (Hotanen ym. 2000) on käytetty. Runsauden vaihtelua ja siinä tapahtuneita muutoksia pyritään tulkitsemaan lajien ekologiasta käytettävissä olevan tutkimustiedon, VMI:n oman metsien tilaa ja muutosta kuvaavan tiedon (Tomppo 2000) sekä tarjolla olevan ympäristötiedon (Mäkipää 2000a) avulla. Tulkinta tapahtuu etsimällä ilmiöiden yhteisvaihtelua ja päättelemällä niiden samanaikaisuuden ja -paikkaisuuden perusteella (Reinikainen 2000). Tilastollista analyysyä eri tekijäin vaikutuksesta ei ole suoritettu.

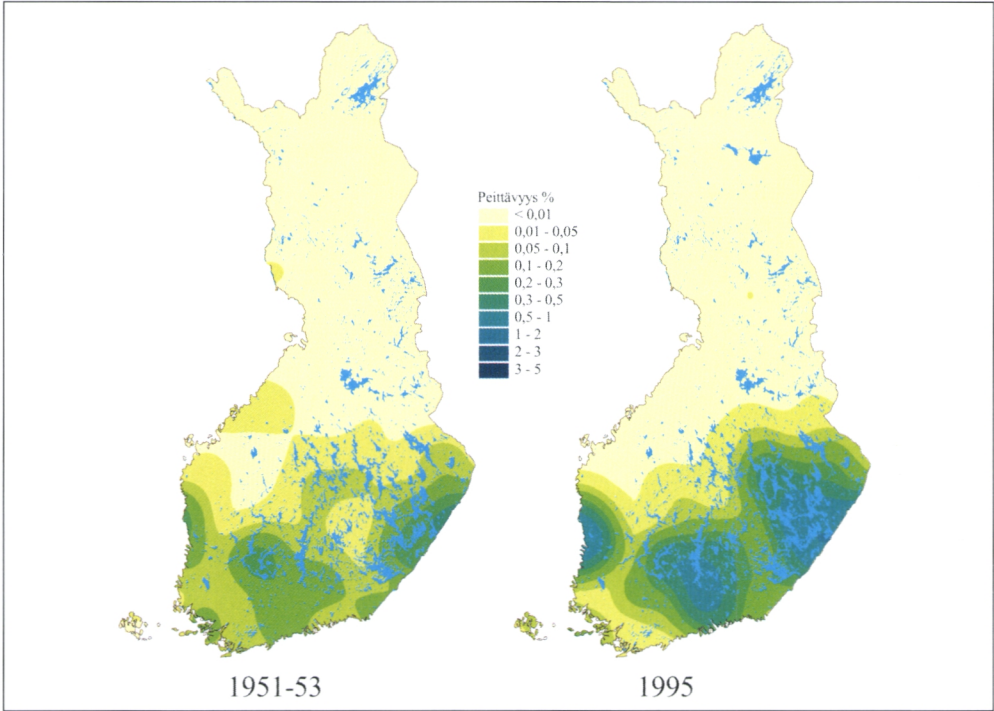
Esimerkkilajeja

Vanamo (kartta 1) valittiin edustamaan tarkastelujaksolla vähentyneistä lajeista niitä, joiden yleisyyden ja runsauden painopiste on vanhoissa kivennäismaiden metsissä (Salemaa 2000). Vanamon kasvupaikka-amplitudi ravinteisuuden suhteen on varsin laaja, VMI:n kasvupaikkatyyppinä ilmaistuna 1–5. Sen selvä optimi on tuoreilla kankailla. Ikäluokajakauassa selvä yleisyys- ja runsaushuippu sattuu 81–120-vuotiaisiin metsiin, mutta vanamo tavataan 5–10 %:n frekvenssillä kaikissa muissakin ikäluokissa. Vanamon peittävyys ja suhteellinen osuus kenttäkerroksesta ovat alentuneet koko maassa sekä kivennäisettä turvemailla (VMI3: $F = 26,1$; $D = 0,63$; $D_k = 0,71$ ja VMI95: $F = 26,8$; $D = 0,18$; $D_k = 0,44$ % sekä taulukko 2). Yleisyystilastossa se on pudonnut sijalta 19. sijalle 32. Se näyttää kuitenkin edustavan sitä lajistoa, jonka frekvenssi säilyy kautta sukkessiokierron.

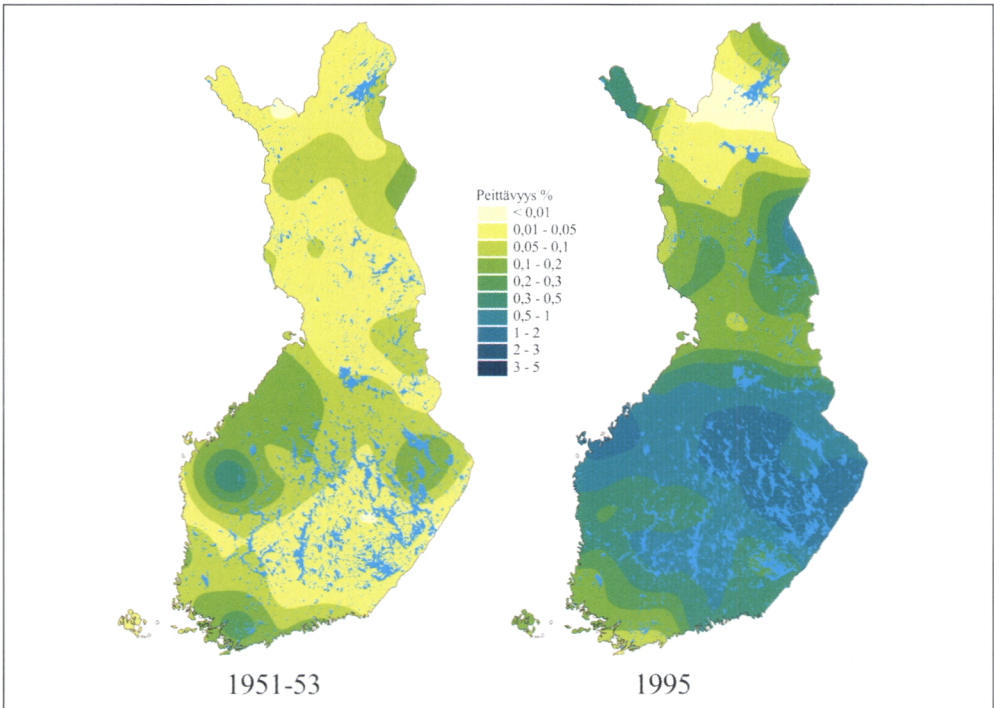
Vanamo on selvimmin vähentynyt lounaisimmassa Suomessa, eteläisimmässä Hämeessä, Kaakkois-Suomessa ja toisaalta pohjoisessa vyöhykkeellä Poh-

jois-Pohjanmaa – Peräpohjola – Koillismaa, viimeainitussa maakunnassa romahdusmaisesti alle kymmenekseen 1950-luvun tasosta. Välialueella se on säilyttänyt suhteellisen osuutensa kenttäkerroksesta varsin hyvin. Vanamon selvimmän vähenemisen alueilla metsien ikärakenteen ja puulajisuhteiden muutokset ovat olleet voimakkaita. Vanhat metsät ovat vähentyneet ja kuusikot korvautuneet mäntyvaltaisilla metsillä. Vakasiin valaistus- ja kosteusoloihin sopeutuneena, hentonana ja aivan sammalen pinnalla kasvavana lajina vanamo lienee kärsinyt myös monenlaisesta toiminnasta metsissä. Hakkuut, koneiden liikkuminen ja muokkaus ajavat sen kloonien jäljellä olevia versoja hakeutumaan suoja-paikkoihin. Vanamon strategiana näyttää olevan sitkeä odottelu, joka mahdollistaa paikallisten jäännöspopulaatioiden (Eriksson 1996) hengissä pysymisen ajoittaisista häiriöistä huolimatta (Salemaa 2000).

Kielo (kartta 2) kuuluu siihen suhteellisen vähälukaiseen monenikäisissä metsissä kasvavien lajien joukkoon, jotka ovat runsastuneet tarkastelujaksolla. Kielo on yleinen vain eteläborealisessa vyöhykkeessä, vaikka sitä tavataankin aina Kittilän Lapissa saakka. Sen kasvupaikkaoptimi on lehtojen ja lehtomaisten kankaiden rajamailla (Tonteri 2000), mutta sen amplitudi on laaja, VMI:n kasvupaikkatyyppivälillä 1–4. VMI85:n mukaan se on yleisin ja runsain 21–60-vuotiaissa metsissä. Sen suhteellisen runsaan esiintymisen alue on säilynyt samana välillä VMI3–VMI95. Runsaan esiintymisensä alueella se on kaksinkertaistanut peittävyytensä ja lisännyt suhteellisen osuutensa nelinkertaiseksi (VMI3: $F = 5,7$; $D = 0,04$; $D_k = 0,06$ ja VMI95: $F = 8,9$; $D = 0,08$; $D_k = 0,25$) Kielo näyttää runsastuneen erityisesti Satakunnassa, Uudellamaalla ja Etelä-



Kartta 2. Kielon peittävyys VMI3:n ja VMI95:n mukaan. Kivennäismaat ja turvemaat.



Kartta 3. Maitohorsman peittävyys VMI3:n ja VMI95:n mukaan. Kivennäismaat ja turvemaat.

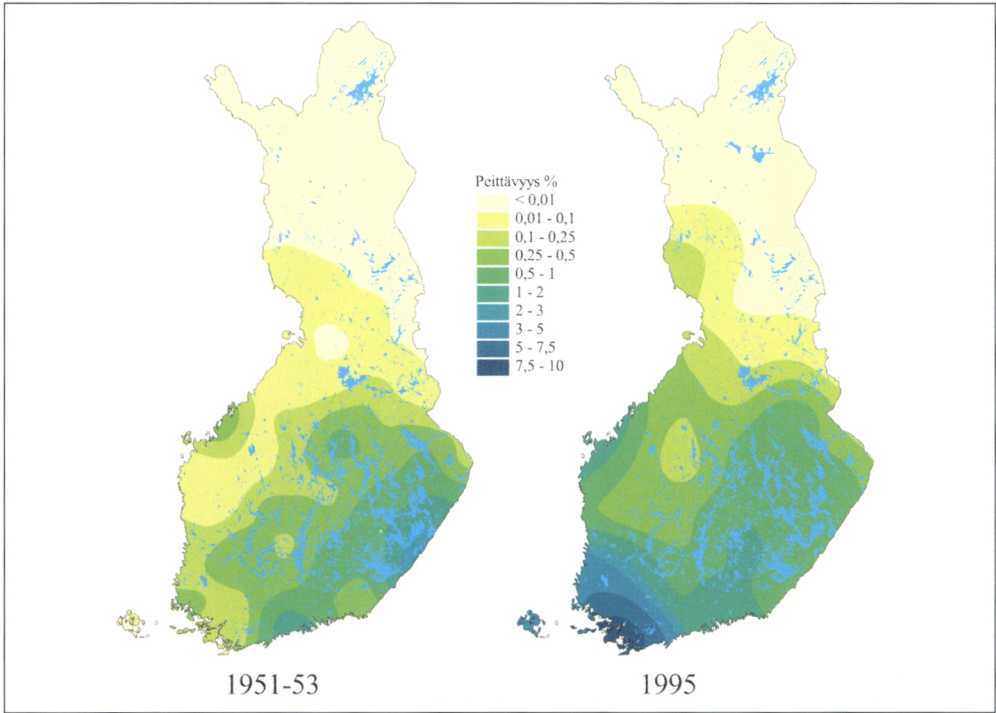
Hämeessä sekä Savossa. Sen runsastumiseen ei ole nähtävissä selviä metsien muutokseen liittyviä syitä. Puuston määrä on noussut kielon runsastumisalueilla, mikä valoisia metsiä suosivalle kasville (Kujala 1926b) ei välttämättä ole eduksi. Toisaalta kuusen osuuden väheneminen alueen metsissä voi olla kielolle edullista. Muokkaus ja muu maanpinnan rikkominen on voinut luoda uusia kasvupaikkoja kieloklooneille. Kasvin karujen kasvupaikkojen lannoitus on saattanut rehevöittää kielokasvustoja – onhan kielo tunnetusti laji, jonka kasvullinen elinvoimaisuus vaihtelee metsätyypin ravinteisuuden mukaan (Sarasto 1964).

Maitohorsma (kartta 3) on metsämaiden pioneerilajeista tunnetuimpia ja kuuluu odotetusti 1950-luvun jälkeen eniten yleistyneisiin ja runsastuneisiin lajeihin (Vanha-Majamaa 2000b). Se on noussut yleisyystilaston 54. sijalta sijalle 20. Sen frekvenssi on nelinkertaistunut ja osuus kenttäkerroksen kasvillisuudessa kymmenkertaistunut (VMI3: $F = 8,7$; $D = 0,07$; $Dk = 0,11$ ja VMI95: $F = 36,3$; $D = 0,45$; $Dk = 1,03$). Etelä-Pohjanmaan maakuntakukka oli 1950-luvulla runsain tässä maakunnassa, mutta sen runsausjakauksen painopisteet ovat sittemmin voimakkaasti muuttuneet. Muutoksessa näkyy tehokkaasti leviävän ja nopeasti kolonisoivan pioneerikasvin kyky vallata uusia kasvupaikkoja lähes missä hyvänsä eikä tämän metsä- ja suokasvina ravinteisuuden suhteen poikkeuksellisen laaja-amplitudisen lajin runsausjakauksessa juurikaan erotu luonnonmaantieteellisten alueiden rajoja. Se, että maitohorsma hyötyy niin monista toimenpiteistä, kuten hakkuista (Jalonen ja Vanha-Majamaa 2001, ojituksesta (Hotanen ym. 1999, Vanha-Majamaa 2000b), muokkauksesta (Salemaa ja Jukola-Sulonen 1998) ja lannoituksista sekä kivennäis- että turvemailla (Reinikainen 1965,

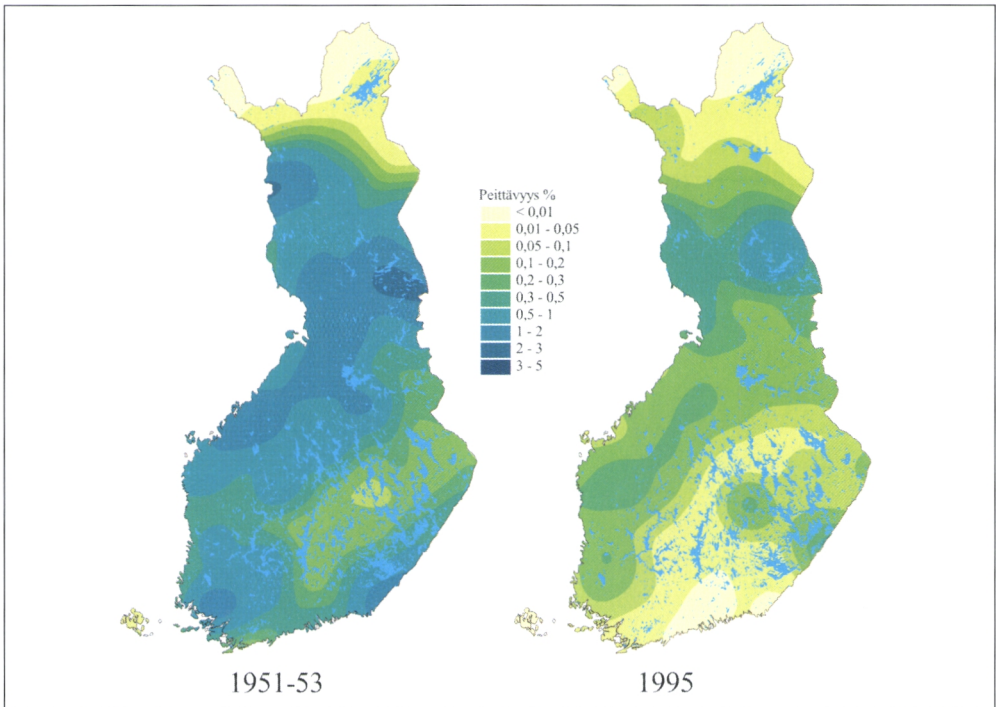
Gerhardt ja Kellner 1986) tekee sen alueellisesta jakaumasta epäsäännöllisen ja nopeasti muuttuvan. Avohakkuu lienee kuitenkin se nykymetsätalouden osatekijä, joka selvimmin on korvannut maitohorsmaa aikaisemmin runsastuttaneet kulot (Vanha-Majamaa 2000b).

Metsäalvejuuri (kartta 4) on tuoreilla kankailla ja sitä runsasravinteisemmillä kivennäismailla sekä hyvin monenlaisilla korpikasvupaikoilla kasvava laji, joka viihtyy myös varsin monenikäisissä metsissä (Nousiainen 2000). Hyvän itiöllisen leviämisen ansiosta (Tuomikoski 1958) sillä on nopeasti kolonisoivan pioneerikasvin ominaisuuksia (Reinikainen 1965). Se kuuluukin muuttuvan metsä- ja suoluontomme menestyjiin. Metsäalvejuuri on tarkastelujaksolla yleistynyt ja runsastunut sekä kivennäismailla (VMI3: $F = 9,5$; $D = 0,15$; $Dk = 0,20$ ja VMI95: $F = 24,6$; $D = 0,18$; $Dk = 0,57$) että erityisesti turvemailla (VMI3: $F = 9,2$; $D = 0,15$; $Dk = 0,24$ ja VMI95: $F = 25,7$; $D = 0,48$; $Dk = 1,42$). Ojituksesta ja lannoituksesta hyötynyt laji näyttää turvemailla laajentaneen myös yleisen esiintymisensä aluetta (vrt. Hultén 1971, Lahti ym. 1995) pohjoisessa Perä-Pohjolan ja Kittilän Lapin suuntaan. Vielä välillä 1985–95 voimakkaana jatkunut metsäalvejuuren runsastuminen Etelä-Suomessa liittyy alueen nopeutuneeseen turvekangassukkessioon (Hökkä ym. 2001).

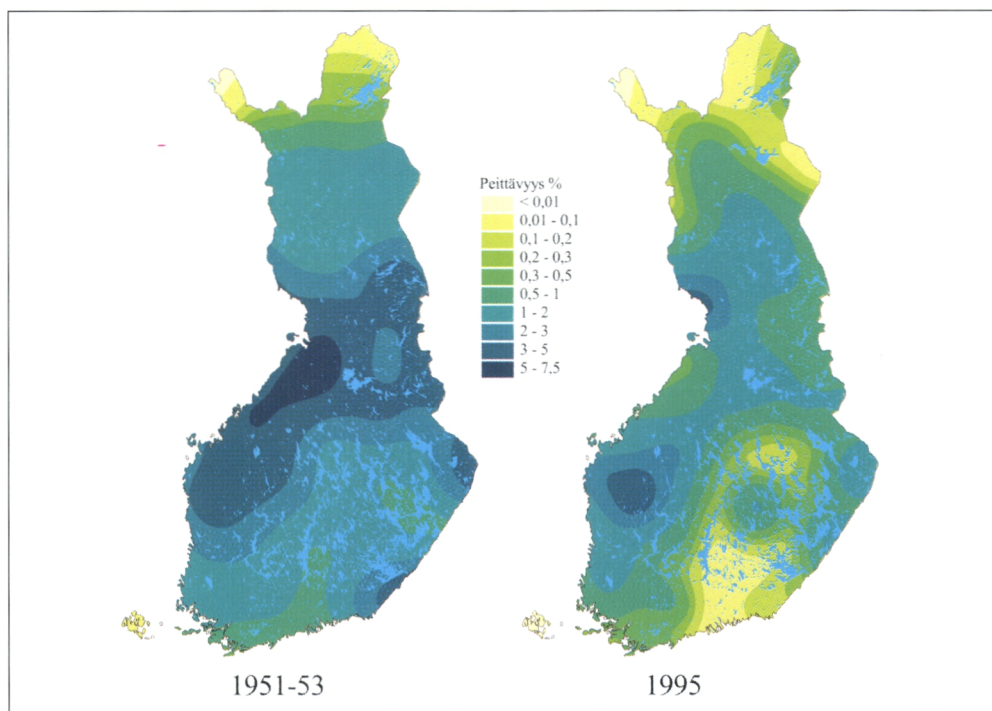
Isokarpalo (kartta 5) on yleisimpiä aitoja suokasvejamme, lähes yksinomaan turvealustalla kasvavia lajeja. Se on märkien ja vähäpuustoisten soiden tasapintalaji (Eurola ym. 1994), jonka kosteusvaatimukset (Lumiala 1944) ennustavat sille huonoa menestystä ojitetulla suolla (kuva 4). Se kuuluukin tarkastelujakson aikana huomattavasti vähentyneisiin suolajeihin (VMI3: $F = 12,0$; $D = 0,66$; $Dk = 0,66$ ja VMI9: $F = 19,7$; $D = 0,16$; $Dk = 0,36$ sekä taulukko 3). Isokarpalo



Kartta 4. Metsäalvejuuren peittävyys VMI3:n ja VMI95:n mukaan. Turvemaat.



Kartta 5. Isokarpalon peittävyys VMI3:n ja VMI95:n mukaan. Kivennäismaat ja turvemaat.



Kartta 6. Tupasvillan peittävyys VMI3:n ja VMI95:n mukaan. Kivennäismaat ja turvemaat.

on selvimmin vähentynyt sekä keidas- että aapasuovyöhykkeen niissä osissa, joissa se alunperin oli runsain. Parhaiten se on säilyttänyt asemansa Koillismaalla ja Perä-Pohjolassa. Erittäin laajan, kaikki soiden päämuodot ja ravinteisuusluokat kattavan kasvupaikka-amplitudin omaava isokarpalo ei kuitenkaan taannu heti ojituksen tapahduttua, vaan voi säilyä runsaana muuttumavaiheessakin. Turvekankailla sitä ei enää juuri tapaa (Reinikainen 1984, 2000b). Isokarpalo on kuitenkin säilyttänyt yleisyytensä hyvin ja on edelleen turvemaan lajien yleisyysjärjestyksessä 17. kun se 1950-luvun alussa oli sijalla 18. Eteläisimmässä Suomessa ojitusalueiden puustojen sulkeutuminen ja turvekangaskasvillisuuden kehitys ovat jo tehneet tehtävänsä isokarpalon vähentäjänä, ja muualla maassa tämä kehitys on nopeutumassa.

Tupasvilla (kartta 6) on aito suokasvi,

joka suhteessaan suoveden pintaan luetaan mätäskasveihin ja joka saavuttaa suurimman runsautensa karuilla harva- puustoisilla ja matalamättäisillä rämeillä sekä saman ravinteisuustason nevoilla (Eurola ym. 1994, Hotanen 2000). Laji oli 1950-luvun alussa 11. yleisin suokasvimme ja on edelleen sijalla 12. Yleisyytensä säilyttäen se on kuitenkin menettänyt peittävyyytään (VMI3: $F = 17,1$; $D = 2,21$; $D_k = 2,40$ ja VMI9: $F = 22,0$; $D = 0,88$; $D_k = 2,09$ sekä taulukko 3). Peittävyyden alenemisen yleinen syy on löydetävissä metsäojitusten vaikutuksista. Kuivumisen, metsittymisen ja varjoisuuden lisääntymisen myötä tupasvilla yleensä vähenee (Sarasto 1961). Kahden viimeisimmän inventoinnin välillä tupasvilla näyttäisi paikoin jopa aavistuksen verran runsastuneen Länsi-Suomen laajoilla turvemaajänteillä, joilla on runsaasti myös metsäojituksia. Tupasvillan

vaste ojituksiin ja suometsien hoidon toimenpiteisiin vesitaloudellisesti labiileilla kasvupaikoilla ei olekaan aina yksi-suuntainen (Hotanen 2000). Tupasvilla voi aggressiivisesti vallata minerotrofistenkin soiden kasvupaikkoja, jos ojat alkavat tukkeutua ja turve on sopivan hapanlaajalle lajille tyypillisten mättäiden muodostumiseksi (Kuusipalo ja Vuorinen 1981). Ojitusalueilla se on usein runsaimmillaan pohjaveden pinnan ollessa 20–40 cm syvyydessä ja puuston tilavuuden ollessa alle 100m³ (Laine ja Vanha-Majamaa 1992). Tupasvilla näyttää hyötyvän suopuustojen harvennuksista. Se voi myös saada etua turvemaille tavallisista (N)PK-lannoituksista, jos vain valoa riittää (Reinikainen 1965). Tupasvilla runsastuu nopeasti soiden ennallistamisalueilla (Heikkilä ja Lindholm 1995, Vasander ja Roderfelt 1998).

Ekologisten ryhmien runsaudenmuutokset

Ryhmien muodostaminen

Yksittäisten lajien yleisyyden ja runsauden muutoksia tarkasteltaessa paljastui kasvupaikkavaatimuksiltaan samanlaisten kasvien kohdalla pääpiirtein samantyyppisiä vasteita käsittelyhin ja niiden aiheuttamiin kasvuympäristön muutoksiin (Hotanen ym. 2000, Vanha-Majamaa ja Reinikainen 2000). Esimerkiksi metsien ikärakenteen muutos, jonka taustalla on metsien uudistaminen pöytähakkuiden kautta, jakaa kasvilajit eri tavoin reagoiviin ryhmiin: sukkession alkupään lajit ovat edunsaajia, ja vanhoissa metsissä viihtyvät lajit ovat joutuneet väistymään. Toisaalta paljastuu suuria eroja kasvupaikkaekologialtaan hyvin samanlaisinkin pidettyjen lajien vasteissa.

Seuraavassa tarkastellaan kahden esimerkin avulla, miten yhtenäisiä kasvu-

paikkaekologian perusteella muodostetut ryhmät ovat tarkastelujakson 1951–95 aikana tapahtuneissa runsauden muutoksissa, ja voidaanko lajiryhmien summattuja peittävyiden muutoksia menestyksellisemmin käyttää muutosten tulokinnassa kuin virheille alttiita (Heikkinen ja Reinikainen 2000) yksittäisten lajien peittävyksiä. Ryhmät pyrittiin muodostamaan objektiivisesti. Kasvin preferenssiryhmä määriteltiin VMI85:n aineiston perusteella laadittujen, lajiartikkelien yhteydessä (Hotanen ym. 2000) julkaistujen diagrammien antaman informaation avulla. Kutakin preferenssityyppiä edustavista lajeista poimittiin koko maan kivennäismaiden ja turvemaiden tilastosta (Reinikaisen ym. 2000 liitetaulukot 3 ja 6) sadan yleisimmän lajin joukosta yleisyysjärjestyksessä maksimaalisesti kymmenen putkilokasvilajia. Näiden suhteelliset keskipeittävydet (Dk, osuudet kenttäkerroksen peittävydestä) summattiin eliömaakunnittain (Hämet-Ahti ym. 1998) kolmen inventointiajankohdan (1951–53, 1985–86 ja 1995) aineistoista. Laskennassa Uusimaa ja Etelä-Karjala yhdistettiin, ja pohjoisimmat maakunnat (EnL ja InL) sekä turvemaiden osalta Ahvenanmaa jätettiin pois.

Kivennäismaiden kasvilajien ryhmitteilykriteeriksi valittiin suhde metsikön ikäluokkaan, joka kasvupaikkatyyppin jälkeen näyttää selvimmän määrävän lajin runsaudentvaihtelua (Tonteri ym. 1990, Hotanen ym. 2000). Ikäpreferenssiryhmiä muodostettiin kolme (kuva 3, taulukko 2): (1) Vanhoihin, yli 60-vuotiaisiin metsiin painottuneet lajit, (2) monenikäisissä metsissä viihtyvät lajit (indifferentit) ja (3) nuorimpiin ikäluokkiin, aukeille alueille ja alle 40-vuotiaisiin metsiin painottuneet lajit.

Turvemaiden lajeille ryhmitteilykriteeriksi valittiin runsauden suhde ojitus-

suksessiovaiheeseen (kuva 4, taulukko 3). Muodostettiin neljä ryhmää (taulukko 3): (1) metsäkasvit, jotka kuuluvat soiden alkuperäiseen lajistoonkin, mutta yleistyvät ja runsastuvat tasaisesti kuivatussukcession edetessä, (2) suokasvit, jotka kestävät hyvin kuivatusvaikutusta, saavuttavat usein suurimman runsautensa ojikoilla ja muuttumilla ja ovat vielä

turvekangasvaiheessakin suhteellisen peittäviä, (3) suokasvit, jotka käyvät turvekangasvaiheessa hyvin vähävaltaisiksi, mutta saattavat heti ojituksen jälkeen (ojikoilla ja nuorilla muuttumilla) jopa runsastua ja (4) huonoimmin kuivatusta sietävät suokasvit, jotka lähes puuttuvat turvekankailta ja vähenevät viimeistään muuttumavaiheessa jyrkästi.

Taulukko 2. Kivennäismaiden sadan yleisimmän lajin joukosta yleisyysjärjestyksessä poimitut putkilokasvilajit, joiden yleisyys- ja runsausjakauma VMI85:n aineiston mukaan painottuu tiettyyn metsikön ikäluokkaan.

VANHAT	VMI3			VMI85			VMI95		
LAJI	F	D	Dk	F	D	Dk	F	D	Dk
Puolukka	94.8	19.51	26.22	96.9	7.75	19.22	95.1	6.91	19.40
Mustikka	91.6	21.76	26.68	94.2	10.09	21.61	93.8	9.11	24.25
Variksenmarja	49.8	7.54	8.97	53.1	5.53	10.69	54.4	4.42	10.46
Vanamo	34.2	0.85	1.02	32.6	0.33	0.70	34.0	0.24	0.60
Nuokkotalvikki	21.6	0.20	0.29	14.5	0.04	0.12	15.6	0.04	0.13
Riidenlieko	16.4	0.27	0.36	18.1	0.10	0.22	20.5	0.09	0.24

INDIFFERENTIT	VMI3			VMI85			VMI95		
LAJI	F	D	Dk	F	D	Dk	F	D	Dk
Kevätpiippo	48.5	0.43	0.61	48.9	0.22	0.50	52.3	0.20	0.59
Kangasmaitikka	40.7	1.20	1.44	35.1	0.20	0.37	36.7	0.15	0.39
Kanerva	37.9	5.93	8.75	39.7	3.27	7.71	40.6	1.99	6.08
Kultapiisku	36.8	0.34	0.41	40.0	0.20	0.40	42.0	0.18	0.50
Metsätähti	33.8	0.39	0.69	41.4	0.27	0.61	43.5	0.34	0.97
Juolukka	33.3	2.55	2.76	40.8	2.55	4.63	41.6	2.12	4.51
Suopursu	21.7	1.00	1.07	27.5	0.92	1.72	27.3	0.64	1.36
Pallosara	12.9	0.57	0.68	25.0	0.58	1.34	25.0	0.36	0.89

NUORET	VMI3			VMI85			VMI95		
LAJI	F	D	Dk	F	D	Dk	F	D	Dk
Metsälauha	74.3	5.59	6.55	80.5	4.34	8.72	80.7	2.87	7.37
Metsäkastikka	18.6	0.92	1.20	25.6	1.73	3.02	24.2	0.85	2.06
Nurmirölli	10.6	0.69	0.86	10.6	0.37	0.50	14.8	0.24	0.46
Maitohorsma	10.4	0.08	0.13	34.7	0.52	1.04	41.7	0.52	1.20
Hietakastikka	9.7	0.35	0.44	4.1	0.20	0.33	9.4	0.25	0.50
Nurmilauha	8.5	0.54	0.65	11.4	0.43	0.72	14.4	0.44	0.89
Rätvänä	8.1	0.05	0.06	8.2	0.05	0.08	8.6	0.03	0.07
Rohtotädyke	7.5	0.04	0.06	4.4	0.01	0.02	6.6	0.01	0.03

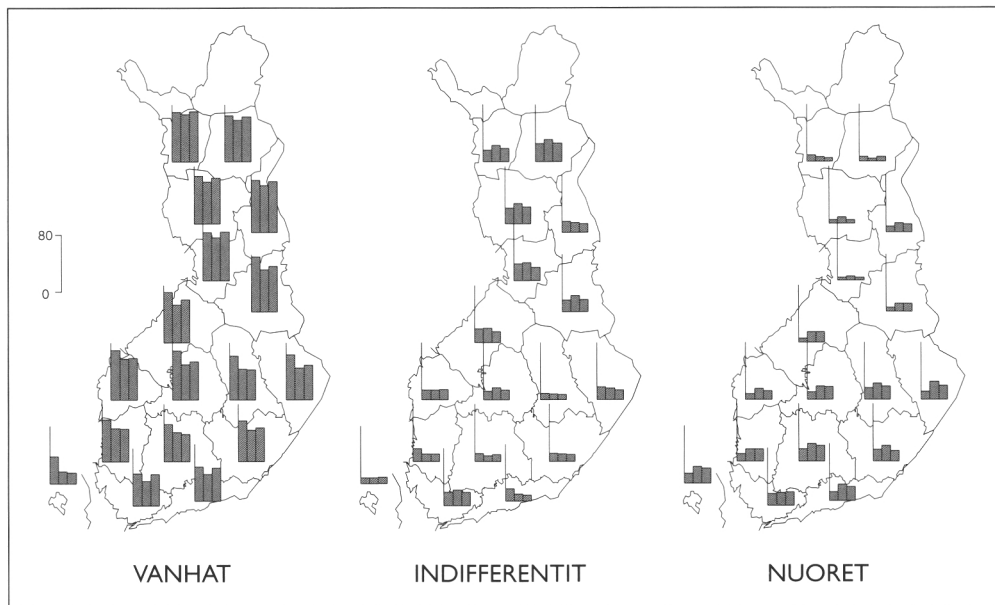
Taulukko 3. Turvemaiden sadan yleisimmän lajin joukosta yleisyysjärjestyksessä poimitut putkilokasvilajit, joiden yleisyys- ja runsausjakauma VMI85:n aineiston mukaan noudattaa tiettyä trendiä ojitussuknessiossa.

METSÄLAJIT	VMI3			VMI85			VMI95		
LAJI	F	D	Dk	F	D	Dk	F	D	Dk
Puolukka	68.5	9.07	11.28	76.6	3.74	9.28	77.7	3.91	10.57
Mustikka	62.2	8.81	10.31	60.2	4.02	8.72	69.6	4.81	11.93
Kangasmaitikka	19.4	0.32	0.37	19.5	0.06	0.15	19.3	0.05	0.14
Metsätähti	19.1	0.24	0.33	23.4	0.20	0.63	31.2	0.30	1.05
Metsälahu	16.4	0.83	0.92	23.8	0.66	1.24	28.1	0.49	1.24
Nuokkotalvikki	12.9	0.16	0.21	11.7	0.03	0.12	11.8	0.04	0.14
Oravanmarja	11.2	0.27	0.33	11.4	0.11	0.34	14.8	0.13	0.53
Kevätpiippo	10.8	0.10	0.13	13.7	0.05	0.14	16.2	0.04	0.13
Kultapiisku	10.0	0.13	0.14	12.7	0.04	0.09	13.3	0.05	0.11
Vanamo	9.3	0.17	0.19	11.6	0.06	0.13	11.5	0.03	0.10

OJITUSTA SIETÄVÄT	VMI3			VMI85			VMI95		
LAJI	F	D	Dk	F	D	Dk	F	D	Dk
Juolukka	65.1	7.03	6.72	77.4	5.22	9.26	76.1	4.71	9.52
Variksenmarja	59.3	6.38	5.92	70.7	4.55	7.83	70.8	4.16	8.21
Suopursu	57.9	6.43	6.18	60.6	2.45	4.40	60.7	2.23	4.04
Pallosara	53.8	7.02	8.01	56.7	2.98	5.97	54.7	1.59	3.63
Vaivaiskoivu	43.2	5.00	4.62	56.1	5.56	9.26	54.5	4.08	7.08
Metsäkorte	25.7	1.66	1.86	27.7	0.75	1.85	30.5	0.59	1.46
Kanerva	21.1	3.59	3.87	28.2	2.14	3.88	29.6	1.56	2.97
Korpikastikka	9.3	0.56	0.69	18.7	1.00	1.85	23.2	0.77	1.49

VÄHENEVÄT SUOLAJIT	VMI3			VMI85			VMI95		
LAJI	F	D	Dk	F	D	Dk	F	D	Dk
Muurain	52.0	5.07	4.68	61.1	3.04	5.35	63.4	2.97	6.54
Tupasvilla	51.1	6.77	7.33	60.8	3.47	7.36	60.4	2.69	6.40
Rahkasara	19.2	1.49	1.78	13.7	0.17	0.35	13.1	0.10	0.24
Vaivero	17.6	1.35	1.45	21.3	0.33	0.62	19.6	0.23	0.51
Kurjenjalka	10.8	0.44	0.51	17.2	0.44	0.86	16.6	0.36	0.99
Jokapaikansara	8.1	0.46	0.68	9.7	0.18	0.38	13.2	0.08	0.31
Tupasluiikka	6.3	0.77	0.78	9.9	0.53	0.96	9.5	0.39	0.57
Siniheinä	3.4	0.55	0.60	8.3	0.70	1.26	8.1	0.48	1.08

HERKÄT NEVALAJIT	VMI3			VMI85			VMI95		
LAJI	F	D	Dk	F	D	Dk	F	D	Dk
Suokukka	45.1	2.64	2.39	63.0	0.80	1.66	59.7	0.83	1.93
Isokarpalo	36.0	2.03	1.72	61.4	0.56	1.18	53.8	0.46	1.04
Järvikorte	11.7	0.60	0.55	14.5	0.07	0.14	13.7	0.07	0.17
Mutasara	10.5	1.68	1.79	13.9	0.59	0.98	9.3	0.08	0.27
Raate	10.3	1.32	1.28	14.8	0.48	0.97	14.0	0.57	1.46
Pullosara	7.8	0.62	0.64	16.0	0.45	0.95	12.9	0.33	0.99
Luhtavilla	7.2	0.18	0.23	10.7	0.12	0.28	14.2	0.11	0.25
Juurtosara	5.9	0.34	0.32	7.9	0.08	0.13	7.0	0.02	0.07



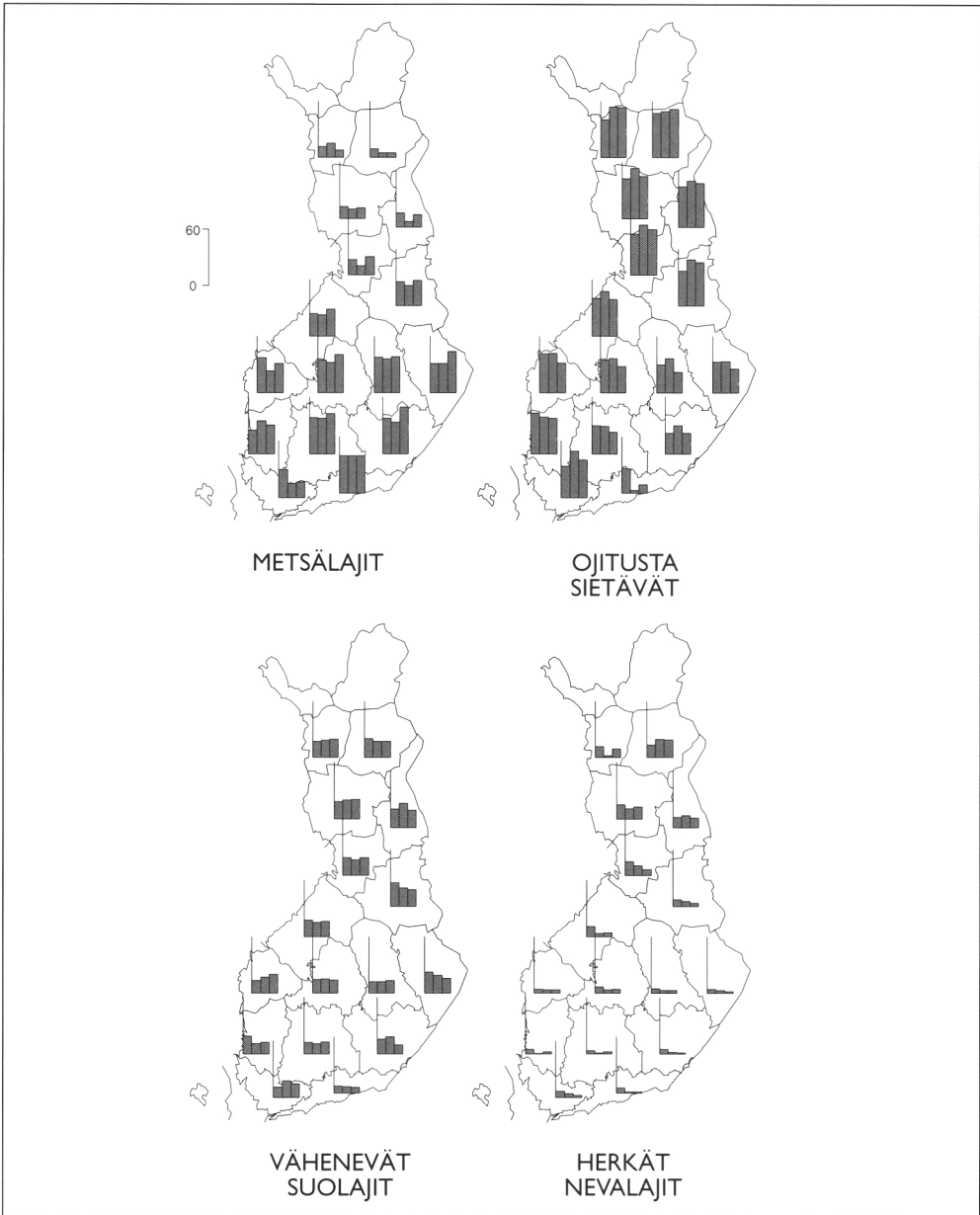
Kartta 7. Vanhojen metsien lajiryhmän, monenikäisissä metsissä kasvavan lajiryhmän ja nuorten metsien lajiryhmän osuus kenttäkerroksen peittävydestä eliömaakunnittain VMI3:n (vasen pylväs), VMI85:n (keskimmäinen pylväs) ja VMI95:n (oikeanpuoleinen pylväs) mukaan. Kivennäismaat (ks. taulukko 3).

Ekologisten ryhmien muutokset eliömaakunnittain

Tulokset ekologisten ryhmien suhteellisen peittävyysmuutoksista esitetään eliömaakunnittain kullekin ryhmälle laadituina karttakkeina, joissa inventointiajankohdat kuvataan kolmena pylväänä vasemmalta oikealle (kartat 7 ja 8).

Voidaan havaita, että kaavamaisesti yleisyysjärjestyksen perusteella muodostetuissa ekologisissa ryhmissä (taulukot 2 ja 3) muutama harva laji vastaa ryhmän suhteellisen kokonaispeittävyyskarttumisesta. Eri kriteereillä muodostetuissa ryhmissä erittäin suuri osuus (84–98 %) suhteellisten peittävyyssummasta (100 %) kertyy sadan yleisimmän lajin joukosta. Suhteellisten peittävyyssummat ryhmien sisällä vaihtelevat suuresti. Esimerkiksi vanhoja metsiä suosivien lajien ryhmään joutuu useita hyvin korkean keskipettävyyslajeja.

Kivennäismaiden lajien ikäpreferenssikarttakkeissa (kartta 7) näkyy vanhojen metsien lajiston suhteellisen peittävyys-selvän aleneminen VMI3:n ja VMI85:n välillä. Muutos ei ole jatkunut VMI85–95 välillä. Eteläisimmässä Suomessa ja Kaakkois-Suomessa ryhmä on pikemminkin vahvistanut asemiaan vuoteen 1995 mennessä. Pohjois-Suomessa vanhojen metsien ryhmän lajisto on pysynyt selvästi vakaammin VMI3:n tasolla. Metsikön ikään indifferentisti suhtautuvien lajien ryhmän runsauden muutoksissa ei näy ajallisia tai alueellisia trendejä. Mahdollisesti ryhmän suhteellisen osuuden väheneminen eteläisissä ja kaakkoisissa maakunnissa (U+EK, ES, PS, PK) on huomion arvoista. Nuoria metsiä suosivan lajiston suhteellisen osuuden muutoksissa ilmenee vanhojen metsien ryhmälle vastakkainen suuntaus. Tässä ryhmässä suhteellinen muutos välillä VMI3–85 on suurempi kuin vanhojen metsien



Kartta 8. Turvekankaiden metsälajien, ojitusta kestävien räme- ja korpilajien, turvekangasvaiheessa vähenevien suolajien sekä ojitukselle herkkien nevalajien ryhmien osuus kenttäkerroksen peittävydestä eliömaakunnittain VMI3:n (vasen pylväs), VMI85:n (keskimäinen pylväs) ja VMI95:n (oikeanpuoleinen pylväs) mukaan. Turvemaat (ks. taulukko 3).

lajistossa. Se on myös varsin säännöllinen maan eteläosassa ja idässä aina Koillismaalle saakka. Välillä VMI85–95 nuoria metsiä suosiva ryhmä ei enää ole lisännyt osuuttaan, vaan on kaakossa jopa

menettänyt sitä ehkä monenikäisissä metsissä viihtyvän ryhmän hyväksi.

Turvemaiden lajien ojitussuosiopreferenssin mukaan ryhmiteltäessä (kartta 8) havaitaan joitakin selviä muu-

tossuuntia. Metsälajien ryhmä, jonka kaikki lajit kuuluvat myös luonnontilais-ten metsäisten soiden vakiolajistoon, on maan eteläisen osan turvemaidella Varsinais-suomea ja Etelä-Pohjanmaata lukuunottamatta aina Pohjois-Pohjanmaalle ja Kainuuseen saakka VMI95:n aikaan vallitsevampi kuin VMI3:ssa. Useimmis-sa maakunnissa ryhmä on lisännyt suhteellista peittävyytään kymmenvuotiskaudella 1985–95. Lapissa ryhmän osuus on vähentynyt. Ojitusta hyvin sietävien räme- ja korpilajien ryhmä näyttää Etelä-Suomessa Uttamaata lukuunottamatta vahvistaneen asemiaan välillä VMI3–VMI85. Pohjois-Suomessa ryhmän asema on säilynyt vahvana, mutta Etelä-Suomessa havaitaan sen osuuden alkaneen vähentyä välillä 1985–95. Pääasiassa ombrotrofista ojitussukcession myötä vähenevää suolajistoa käsittävä ryhmä osoittaa itäisissä maakunnissa (ES, PK, Kn) alenevaa suuntausta, mutta on muualla Etelä-Suomessa samoin kuin pohjoisimmissa maakunnissa säilyttänyt hyvin asemansa. Kuivatukselle herk- kien nevalajien ryhmän vähäinen osuus on alentunut kaikissa maan eteläisen osan eliömaakunnissa aina Pohjois-Pohjanmaata myöten. Koillisella ja Lapissa nevalajien osuus on alkuaan ollut suurempi ja se on säilyttänyt tasonsa tarkastelujakson aikana.

Tarkastelu ja päätelmät

Valtakunnan metsien inventointien kasvillisuusmittausten oleellisin ominaisuus on se, että otanta on systemaattinen ja satunnainen suhteessa kasvillisuuden vaihteluun. Perinteiseen floristiseen ja kasvimaantieteelliseen informaatioon verrattuna näin saadaan harhatonta tilastotietoa lajien esiintymisestä. Samalla myös lajien runsauksien ja muiden kas-

villisuutta kuvaavien tunnusten graafiseen tasoitukseen perustuva karttaesitys mahdollistuu. Muita VMI-otannan tarjoamia etuja ovat kasvillisuusmittausten kanssa samanpaikkaiset ja -aikaiset kasvupaikka-, metsikkö- ja ympäristötiedot, jotka voidaan myös esittää karttoina (Tomppo 2000). Otannan käytännölliset rajoitukset liittyvät otoksen kokoon ja tiedon tilastolliseen edustavuuteen. Harvinaisten ja pienialaisten kasvupaikkojen ja niiden lajiston sekä ylimalkaan harvinaisten lajien tavoitettavuus on systemaattisella otannalla huono. Varsinaiseen kasvillisuuden inventointimenetelmään liittyy lisäksi lukuisia virhelähteitä, jotka heikentävät erityisesti inventointikertojen välisten erojen vertailun luotettavuutta (Heikkinen ja Reinikainen 2000). Otoksen rajallisuuden ja menetelmän virhelähteiden vaikutuksen vähentämiseksi onkin keskitytty tarkastelemaan 100 yleisimmän kasvilajin yleisyyden ja runsauden muutoksia ja kiinnitetty enemmän huomiota suhteellisiin kuin absoluuttisiin arvoihin.

Lajistollisen tarkastelun oleellisin havainto on yleisimmän lajiston pysyvyys eri inventointikerroilla. Etenkin 5–10 yleisimmän lajin yleisyysjärjestyksessä ja frekvenssiarvoissa tapahtuneet muutokset koko maassa sekä alueellisissa ja kivennäis- tai turvemaiden mukaisissa ositteissa ovat vähäisiä. Monet sellaiset lajit, joiden runsaus peittävyydellä mitattuna on merkittävästi vähentynyt, ovat kuitenkin säilyttäneet asemansa yleisyysjärjestyksessä. Tulos vahvistaa käsitystä siitä, että yleiset metsä- ja suokasvit ovat hyvin sopeutuneita ja monenlaisilla kasvupaikoilla menestyviä generalisteja (Reinikainen ym. 1998). Kasvupaikalla säilyminen muuttuvissa olosuhteissa onnistuu eri lajeilla erilaisilla strategioilla. Monet sukcession alkuvaiheen valtalajit säilyvät peittävyydeltään vähäisinä ja

usein steriileinä koko sukkessiokierron ajan (esim. metsälauha, kuva 3). Tällaiset lajit ovat valmiina valtaamaan vapautuvaa kasvutilaa joko kasvullisesti tai siemenellisesti tai molemmilla keinoilla (esim. metsälauha ja maitohorsma, kuva 3). Sukkession myöhemmissä vaiheissa runsastuvat vanhojen metsien lajit taas voivat säilyttää jalansijansa läpi nuorempien sukkessiovaiheiden pienialaisina kasvustoina sopivissa pienkasvupaikoissa.

Kasvilajien runsauden tunnuksena käytetty peittävyys on tunnetusti epävakaa mittari (esim. Jukola-Sulonen ja Salemaa 1985, Tonteri 1990). Yleisesti havaitusta aluskasvillisuuden kokonaispeittävyyden alenemisesta osa on laskettava menetelmän ja sen soveltamistavan sisältämien virhelähteiden (Reinikainen ym. 1998) tiliin. Kun on lajikohtaisesti tarkasteltu peittävyyden riippuvuutta kasvupaikkatypistä, metsikön iästä ja soilla ojitussuksessiovaiheesta (Hotanen ym. 2000), voidaan todeta myös ilmeisiä syitä peittävyyden muutoksiin. Sata yleisintä lajia muodostavat käytännössä lähes koko peittävyyssumman, ja jo kymmenen yleisintä lajia sekä kenttä- että pohjakerroksessa vastaavat lähes 70 %:sta kerroksen kokonaispeittävyydestä. Kun lähes kaikki nämä lajit ovat vahvasti riippuvaisia metsikön iästä ja turvemaila ojitussuksessiovaiheesta, on selvää, että tarkastelujaksolla tapahtuneet muutokset metsien ikärakenteessa ja metsäojituksen seurausvaikutukset voivat selittää suuren osan kokonaispeittävyyden muutoksista. Kuvan 2 mukaan sekä metsien nuorentuminen että ojitussuksessio ovat selvästi peittävyyttä pienentäviä yleistekijöitä.

Kasvumuotoryhmittäin tarkasteltaessa kivennäismaiden metsävarvut ja poronjäkälat sekä soiden rahkasammalet osoittautuvat kokonaispeittävyyden vä-

henemisessä merkittävimmitse ryhmiksi (kuva 2). Näitä ryhmiä muuttuvilla kasvupaikoilla korvaavat uudet ryhmät – nuorissa kangasmetsissä pioneeriheinät ja -ruohot ja ojitetuilla soilla kangasmetsien lehtisammalet – eivät näytä yltävän korvaamaan alkuperäisten yhtenäisesti peittävien kasvustojen vähenemistä.

Peittävyysmuutosten lajikohtaisen tarkastelun perusteella voidaan muodostaa lajiryhmiä, joiden yhtenäisen muutos suunnan taustalla ovat lajien samantyyppiset kasvupaikkavaatimukset. Ryhmän sisällä muutokset selittyvät myös pääpiirtein samojen maankäyttöön ja metsien käsittelyyn sekä ympäristömuutokseen liittyvien tekijöiden avulla.

Vanhoihin metsiin painottuneiden lajien taantuminen ja nuorten sukkessiovaiheiden pioneerikasvien menestyminen ovat suunnaltaan täsmälleen vastakkaisia ilmiöitä, joiden yhteisenä karkean tason selittäjänä on metsien ikärakenteen muutos. Puulajisuhteiden muutos sekä metsien tihentyminen (Tomppo 2000) voivat tarkentaa tätä selitystä yksittäisten lajien kohdalla.

Suokasvien enemmistön taantumiseen on tarjolla yksi yhteinen ja ekologisilta vaikutuksiltaan selväpiirteinen syy: metsäojitus ja sen aiheuttama suoveden pinnan aleneminen. Herkkyys ojituksen vaikutuksille ja vähenemisen aikataulu vaihtelee kuitenkin huomattavasti suokasvien ekologisen suurryhmän sisällä. Pääpiirtein herkkyys näyttää riippuvan lajin luontaisesta toleranssista vedenpinnan vaihtelujen suhteen (Lumiala 1944, Eurola ym. 1994). Nopeimmin vähenevät märimpien soiden lajit. Tarkastelu paljastaa kuitenkin myös lajeja, jotka kasvustrategioidensa ansiosta pystyvät hidastamaan vähenemistään. Suoveden laskiessa tasolle, joka luonnonoloissa vastaa vesipinnan etäisyyttä korkeilla mättäillä, rämeiden mätäspintalajit säi-

lyttävät parhaiten runsautensa ojituskession edetessä. Niiden on mahdollista etsiä optimaalista kasvupaikkaa kuivuvan suon alemmilta pinnoilta. Syväjuuriisuus voi selittää monen suokasvin (esim. muurain) ja jopa märkien kasvupaikkojen lajien (esim. siniheinä) pitkään kestävän selviytymisen ojituksesta.

Poronjäkälien peittävyys alenemiseen voidaan nähdä useita erillisiä syitä. Poronhoitoalueilla ylilaidunnus ja metsien uudistamiseen liittyvät toimenpiteet vaikuttavat samaan suuntaan jäkäläpeitettä vähentävästi (Väre ym. 1995). Koko maassa vaikuttava syy on metsäpalojen kautta uudistuvien metsien jyrkkä väheneminen (Oksanen ja Ahti 1982), joka nykyisin lienee yhtenä syynä kaikkien alle 100-vuotiaitten metsien vähenemiseen poronjäkäläpeittävyteen (pallero-poronjäkälä, kuva 3). Etelä-Suomen karuilla käsittelemättömillä kankailla havaittuun poronjäkälien vähenemiseen (Lähde ja Nieppola 1987) voi ravinne-laskeumalla olla oma vaikutuksensa.

Karujen kankaiden vähävaltaisten putkilokasvien (keltalieko, lampaannata, kissankäpälä) väheneminen voi osin johtua siitä, että laskeuman mukana tullut lisätyppi on rehevöittänyt liikaa näitä luonnostaan tyyppiköyhiä kasvupaikkoja. Myös metsien tihentymisellä, kasvillisuuden kilpailun lisääntymisellä, lannoituksella ja metsänkäsittelyihin liittyvillä toistuvilla häiriöillä – etenkin maanpinnan rikkoutumisella – on oletettavasti epäsuotuisa vaikutus näiden ilmeisen huonojen kilpailijoiden menestymiseen.

Typpilaskeuman oletetaan olevan myös Etelä-Suomen kangasmetsien pohjakerroksessa lajien välisen muuttuneen kilpailutilanteen yhtenä aiheuttajana (Mäkipää 2000b). Ylimääräisestä typen saannista on hyötynyt useampi kynsisammallaji, erityisesti yleisin ja runsain niistä, kangaskynsisammal. Kynsisam-

malten peittävyys kasvu on tapahtunut metsäkerrossammalen kustannuksella, koska viimeainittu on huomattavasti herkempi laskeuman vaikutuksille ja kärsii myös kynsisammalia enemmän sekä aukeiden alueiden kuivuudesta että toisaalta tihentyneiden nuorten metsien varjostuksesta (Mäkipää 2000c). Kynsisammalten ja metsäkerrossammalen runsaudenmuutoksen karttakuvat ovat Etelä-Suomen osalta lähes toistensa peilikuvia, ja ilmiö on voimakkain suurimman typpilaskeuman alueella Kaakkois-Suomessa (Mäkipää 2000a).

Selvien pioneerikasvien lisäksi runsastuneita lajeja on suhteellisen vähän, eivätkä muutokset niiden kohdalla yleensä ole suuria. Joukko lehtojen ja lehtomaisten metsien ruohoja sekä muutama korpjen ja soistuvien metsien ruoho- ja heinälaji on runsastunut tarkastelujaksolla. Metsäälvejuuri on tämän ryhmän lajeista runsastunut eniten, ja tämän muutoksen takana ovat erityisesti uudet kasvupaikat ojitetuilla ja lannoitetuilla soilla. Mitään yhtenäistä selitystä tämän ryhmän menestykselle ei ole löydettävissä. Laskeuman mukana tulleilla lisäravinteilla tuskin lienee ratkaisevaa vaikutusta niiden muutenkin rehevänpuoleisilla kasvupaikoilla. Metsien tihentyminen on ollut eduksi rehevien metsien varjo-kasveille. Mainittakoon, että Ruotsin valtakunnallisissa inventoinneissa on todettu ruohojen ryhmänä runsastuneen 1980-luvulla, ja yksittäisten runsastuneitten lajien joukossa on mm. Suomesakin hyvin selviytynyt kielo (Odell ja Ståhl 1998).

Vanhan kulttuurin seuralaiskasvit ovat metsissämme niin harvinaisia, että niitä osuu VMI:n otokseen päätelmien kannalta liian niukasti. Muutamia sellaisia metsäkasveja, jotka aikanaan ovat hyötäneet nykyisin jo kadonneista tai katoavista maankäyttömuodoista, tavat-

tiin VMI3:ssa tuntuvasti yleisempinä ja runsaampina kuin myöhemmissä inventoinneissa. Parhaina esimerkkeinä tällaisista lajeista ovat ahomansikka, rätvänä ja rohtotädyke. Tämä ryhmä noudattaa hitaasti vähenevää trendiä, mutta katoaa tuskin nykyistenkään käytäntöjen seurauksena kokonaan. Jossain määrin mm. metsien uudistamisen ym. liittyvät toimenpiteet, kuten avohakkuut, muokkaus ja ajourat metsissä, näyttävät pystyvän korvaamaan kadonnutta kaskeamista ja kulotusta, metsälaidunnusta ja vanhoja viljelytapoja. Näiden lajien peittävyys ja frekvenssin suhde metsikön ikään paljastaa, että kasvit ovat valmiusasemissa lähes kaikenikäisissä metsissä.

Ekologisten lajiryhmien suhteellisen yhtenäinen vaste tärkeimpiin metsätalouden aiheuttamiin muutoksiin oli virikkeenä kokeilulle, jossa tarkasteltiin ilmentääkö lajiryhmän summattu peittävyys muutos paremmin kasvillisuuden muutosta ja sen alueellista jakaumaa kuin yksittäisten lajien vasteet. Kivennäismaiden lajien ikäpreferenssin ja turvemaiden lajien ojitussukessiopreferenssin mukaan suoritettut ryhmittelyt osoittivat, että yleiskuvaa on mahdollista tällä tavoin selvittää. Ongelmaksi osoitautui ryhmien objektiivinen muodostaminen sellaisiksi, että ne ilmentäisivät mahdollisimman pelkistetysti vastetta tarkoitettuun tekijään. Suhteellisten peittävyyksien summa ei ole paras mahdollinen indikaattori, koska siihen vaikuttavat eniten runsaimmat lajit, joilla useimmiten on niiden väljän kasvupaikka-ampplitudin vuoksi huonohko indikaattoriarvo. Ryhmät tulisikin myöhemmissä tarkasteluissa muodostaa tilastollisen analyysin perusteella

Kokeilussa pystyttiin kuitenkin osoittamaan, että sekä metsien ikärakennemuutoksen että metsäojituksen aiheuttamissa kasvillisuusvaikutuksissa on alu-

eellista vaihtelua. Molempien metsätalouden aikaansaamien suurten muutosten kohdalla ollaan Etelä- ja Pohjois-Suomessa eri vaiheessa. Etelässä ikärakenteen muutoksen vaikutukset ovat tasaantumassa siten, etteivät vanhoja metsiä suosivien yleisten lajien osuudet enää näytä vähentyvän. Ojitussukcession edistymisestä syntyy sellainen kuva, että Etelä-Suomen ojitusalueet ovat nopeutuvaa vauhtia kypsymässä turvekankaiksi. Kasvillisuudessa se merkitsee mm. sitä, että tässä vaiheessa jopa sitkeät mätäspintojen rämelajit ovat väistymässä. Pohjois-Suomessa prosessi on vielä selvästi jäljessä tästä.

Aikajakso 1950–1995 kattaa varsin hyvin Suomessa harjoitetun puuvarojen suhteen kestävän metsätalouden ajan (kuva 1). Suunnitelmallisuutensa ja voimaperäisyytensä vuoksi myös liikanimen tehometätalos saanut lyhyt jakso poikkeaa kasvillisuusvaikutuksiltaan ratkaisevasti edeltävästä vuosituhansia kestäneestä maankäytön vaikutuksesta. Puuntuotannon ja puunkorjuun tehostamisessa käytetyt keinot ovat myös sulkeutuneet pois ja peittäneet alleen aikaisempia metsiin kohdistuneita kulttuurivaikutuksia ja niiden jälkiä (kulot, metsälaidunnus, avoin maatalous). Voidaan sanoa, että metsätaloutta harjoittavan ihmisen vaikutus metsäekosysteemiin ja metsäkasvillisuuteen on tällä jaksolla ensi kertaa ylittänyt luonnonprosessien merkityksen. Metsänhoito säätelee nykyisin koko sukessiokiertoa, sen päättymistä ja uudelleen alkamista.

VMI:n yhteydessä suoritetuissa kasvillisuustutkimuksissa on voitu osoittaa syy-yhteyksiä kasvilajien yleisyyden ja runsauden muutosten ja metsätalouden toimenpiteiden välillä. Niiden ekologinen selittäminen ja tulkinta on kuitenkin edelleen suurelta osin kesken. Jo nyt on kuitenkin pääteltävissä, että kasvillisuus-

temme tulevaisuus on pitkälti metsätaloudessa tehtävien linjauksien ja valintojen varassa. Käynnissä on suurprosesseja, kuten metsien ikäjakauman ja puuston rakenteen kehitys sekä suometsien vielä vuosikymmeniä jatkuva ojitussukessio, joiden vaikutukset kasvillisuuteen voitaisiin nykyisten tietojen perusteella ennustaa. On myös nähtävissä, että talousmetsien sukkessio on etääntynyt kauas luonnonmetsien kehityskulusta. Samoin voidaan todeta vanhojen maankäyttömuotojen kasvillisuusvaikutusten hiipuminen. Metsätalouden mahdollinen seuraava kehitysvaihe, kestävä luontotalous, voi – yhteiskunnallisten tavoitteiden ja päätösten niin vaatiessa – ottaa metsien hoidossa käyttöön uusia, luontaisia häiriöitä ja sukkessioita jäljitteleviä toimenpiteitä, joiden seurauksena myös metsäkasvillisuus voi palautua lähemmäksi luonnontilaa. Tällainen muutosprosessi onkin jo käynnistynyt metsäpolitiikan, tutkimuksen ja osin käytännön toiminnan tasolla.

Kirjallisuus

- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5: 169–211.
- Angelstam, P.K. 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9: 593–602.
- Björn, I. 1999. Kaikki irti metsästä. Metsän käyttö ja muutos taigan reunalla itäisimmässä Suomessa erätaloudesta vuoteen 2000. Suomen Historiallinen Seura, Helsinki. 268 s.
- Cajander, A.K. 1909. Über Waldtypen. *Acta Forestalia Fennica* 1(1). 175 s.
- 1913. Studien über die Moore Finnlands. *Acta Forestalia Fennica* 2(3). 208 s.
- 1926. The theory of forest types. *Acta Forestalia Fennica* 29(3). 108 s.
- & Ilvessalo, Y. 1921. Über Waldtypen II. *Acta Forestalia Fennica* 20(1). 77 s.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnants, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248–258.
- Eurola, S. 1962. Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore. *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicæ Fennicæ 'Vanamo'* 33(2). 243 s.
- & Kaakinen, E. 1980. Soiden kasvipeite. Julkaisussa: Ruuhijärvi, R. & Häyrinen, U. (toim.). Suomen luonto 3: Suot. Kirjayhtymä, Helsinki. s. 25–82.
- , Hicks, S. & Kaakinen, E. 1984. Key to Finnish mire types. Julkaisussa: Moore, P.D. (toim.). European mires. Academic Press, London. s. 11–117.
- , Huttunen, A. & Kukko-oja, K. 1994. Suokasvillisuusopas. Oulanka Reports 13. 81 s.
- Ferm, A. & Pohtila, E. 1977. Pintakasvillisuuden kehittyminen ja muokkausjäljen tasoittuminen auratuilla metsänuudistusaloilla. *Folia Forestalia* 319. 34 s.
- & Sepponen, P. 1981. Aurasjäljen muuttuminen ja kasvillisuuden kehittyminen metsänuudistusaloilla Lapissa 10 vuoden aikana. *Folia Forestalia* 493. 19 s.
- Gerhardt, K. & Kellner, O. 1986. Effects of nitrogen fertilizers on the field- and bottomlayer species in some Swedish coniferous forests. *Meddelanden från Växtbiologiska Institutionen, Uppsala* 1986(1). 47 s. + liitteet.
- Grönlund, A. 1988. Typpi- ja fosforilannoituksen vaikutus kangasmetsien pintakasvillisuuteen. Syventävien opintojen tutkielma. Joensuun yliopisto, matemaattisluonnontieteellinen tiedekunta, biologian laitos. 56 s.
- Havas, P. 1961. Vegetation und Ökologie der ostfinnischen Hangmoore. *Annales Botanici Societatis 'Vanamo'* 31(2). 177 s.
- Heikinheimo, O. 1915. Kaskiviljelyksen vaikutus Suomen metsiin. *Acta Forestalia Fennica* 4(2). 264 s.

- Heikkilä, H. & Lindholm, T. 1995. The effects of mire drainage and the initial phases of mire restoration on the vegetation in the Seitsemien National Park, western Finland. *Gunneria* 70: 221–236.
- Heikkinen, J. & Reinikainen, A. 2000. Inventointiaineistot ja tulosten laskenta. Teoksessa: Reinikainen, A. ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 44–59.
- Hertz, M. 1934. Karjan vaikutuksesta hakausalojen kasvillisuuteen. *Acta Forestalia Fennica* 40(17): 417–441.
- Hjelt, H. 1888. *Conspectus florae Fennicae*. Pars I. Pteridophyta et Gymnospermae. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 5(1). 562 s.
- 1926. *Conspectus florae Fennicae*. Vol. VII. Dicotyledoneae. Pars VI. Compositae. *Acta Societatis Fauna Flora Fennica* 54(1). 397 s.
- Hotanen, J.-P. 2000. *Eriophorum vaginatum* – Tupasvilla. Teoksessa: Reinikainen, A. ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 170–171.
- , Korpela, L., Mikkola, K., Mäkipää, R., Nousiainen, H., Reinikainen, A., Salemaa, M., Silfverberg, K., Tamminen, M., Tonderi, T., & Vanha-Majamaa, I. 2000. Metsä- ja suokasvien yleisyys ja runsaus 1951–95. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 84–301.
- , Nousiainen, H. & Paalamo, P. 1999. Vegetation succession and diversity on Teuravuoma experimental drainage area in northern Finland. *Seloste: Kasvillisuuden sukkessio ja monimuotoisuus Teuravuoman koeojitusalueella Pohjois-Suomessa*. *Suo* 50(2): 55–82.
- & Vasander, H. 1992. Eteläsuomalaisten metsäojitettujen turvemaiden kasvillisuuden numeerinen ryhmittely. Summary: Post-drainage development of vegetation in southern Finnish peatlands studied by numerical analysis. *Suo* 43(1): 1–10.
- Hultén, E. 1950. *Atlas över växternas utbredning i Norden*. Generalstabens litografiska anstalts förlag, Stockholm. 512 s.
- 1971. *Atlas över växternas utbredning i Norden*. (2. uppl.). Generalstabens litografiska anstalts förlag, Stockholm. 531 s.
- Hämet-Ahti, L., Suominen, J., Ulvinen, T. & Uotila, P. (toim.). 1998. *Retkeilykasvio*. Helsingin yliopisto, luonnontieteellinen keskusmuseo, kasvimuseo. 656 s.
- Hökkä, H., Kaunisto, S., Korhonen, K.T., Päivänen, J., Reinikainen, A. & Tomppo, E. 2001. Suomen suomensäät 1951–94. *Metsätieteen aikakauskirja* (painossa).
- Ilvessalo, Y. 1922. Vegetationsstatistische Untersuchungen über die Waldtypen. *Acta Forestalia Fennica* 20(3). 73 s.
- 1927. Suomen metsät. Tulokset vuosina 1921–1924 suoritetusta valtakunnan metsien arvioimisesta. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 11. 616 s.
- 1942. Suomen metsävarat ja metsien tila. II valtakunnan metsien inventointi. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 30. 446 s.
- Jalas, J. & Suominen, J. 1967. Mapping the distribution of European vascular plants. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 43: 69–72.
- Jalonen, J. & Vanha-Majamaa, I. 2001. Immediate effects of four different felling methods on mature boreal spruce forest understorey vegetation in Southern Finland. *Forest Ecology and Management* 146: 25–34.
- Jukola-Sulonen, E.-L. & Salemaa, M. 1985. A comparison of different sampling methods of quantitative vegetation analysis. *Silva Fennica* 19(3): 325–337.
- Kalela, A. 1961. Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen. *Archivum Societatis 'Vanamo'* 16 (Suppl.): 65–83.
- Kellomäki, S. 1972. Maanpinnan reliefin ja kasvillisuuden kehityksestä aurauksen jälkeisinä vuosina Perä-Pohjolan metsänuudistusaloilla. Helsingin yliopisto, metsänhoitotieteen laitos. Tiedonantoja 8. 56 s.
- Korhola, A. 1990. Suomen metsien kehitysvaiheet. *Terra* 102(4): 268–274.
- Kujala, V. 1926a. Untersuchungen über den Einfluss von Waldbränden auf die Waldvegetation in Nord-Finnland. *Communi-*

- cationes Instituti Forestalis Fenniae 10. 41 s.
- 1926b. Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. I. Zur Kenntnis des ökologisch-biologischen Charakters der Pflanzenarten unter spezieller Berücksichtigung der Bildung von Pflanzenvereinen. A. Gefäßpflanzen. Communicationes ex Instituto Quaestionum Forestalium Finlandiae editum 10(1). 154 s.
- 1938. Metsätyypien parallelisuudesta. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 27(1). 17 s.
- 1964. Metsä- ja suokasvilajien levinneisyys- ja yleisyysuhteista Suomessa. Vuosina 1951–1953 suoritettun valtakunnan metsien III linja-arvioinnin tuloksia. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 59(1). 137 s. + 196 karttakuvaa.
- Kurto, A. & Lahti, T. 1985. Suomen kasviatlasprojekti alkaa kesällä 1985. *Lutukka* 1: 4–5.
- Kuusela, K. 1979. Valtakunnan metsien inventointi metsäekosysteemien seurantarjestelmässä. *Metsä ja Puu* 10: 4–8.
- & Salminen, S. 1969. The 5th national forest inventory in Finland. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 69(4). 72 s.
- Kuusipalo, J. & Vuorinen, J. 1981. Pintakasvillisuuden sukkessioista vanhalla ojitusalueella Itä-Suomessa. *Suo* 32: 61–66.
- Lahti, T., Lampinen, R. & Kurto, A. 1995. Suomen putkilokasvien levinneisyyskartasto. Versio 2.0 (1604 karttaa tietokannassa). Helsingin yliopisto, luonnontieteellinen keskusmuseo, kasvimuseo. 23 s.
- Laine, J. 1989. Metsäojitettujen soiden luokittelu. *Suo* 40(1): 37–51.
- & Vasander, H. 1990. Suotyypit. Kirjayhtymä, Helsinki. 80 s.
- & Vanha-Majamaa, I. 1992. Vegetation ecology along a trophic gradient on drained pine mires in Southern Finland. *Annales Botanici Fennici* 29: 213–233.
- , Vasander, H. & Laiho, R. 1995. Long-term effects of water level drawdown on the vegetation of drained pine mires in southern Finland. *Journal of Applied Ecology* 32: 785–802.
- Laitinen, K. 1990. Lannoituksen ja harvenuksen vaikutus puolukkatyyppin männikön pintakasvillisuuden kehitykseen ja biomassan määrään. Pro gradu -työ, Joensuun yliopisto, metsätieteellinen tiedekunta. 46 s.
- Larmola, T. 1997. Kasvillisuuden muutokset ojituksen jälkeen Oriveden Lakkasuolla ja Vilppulan Jaakkoinuolla. Pro gradu. Helsingin yliopisto, Ekologian ja systematiikan laitos, systemaattisen biologian osasto. 56 s.
- Linkola, K. 1916. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den gegenden nördlich von Ladogasee. I. Allgemeiner Teil. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 45(1). 429 s.
- 1921. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich von Ladogasee. II. Spezieller Teil. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*. 45(2). 491 s.
- & Väänänen, H. (toim.). 1938–40. Pohjolan luonnonkasvit I–III. (Alkuperäisteos: Lagerberg, T. *Vilda växter i Norden*). WSOY, Porvoo. 488, 456 ja 611 s. (+ 277, 262 ja 265 kuvasivua).
- Linnamies, O. 1970. Suomen metsä- ja puutalous. Kirjayhtymä, Helsinki. 346 s.
- Lumiala, O.V. 1944. Über die Beziehung einiger Moorpflanzen zu der Grundwasserhöhe. *Bulletin de la Commission géologique de Finlande* 132:147–164.
- Lähde, E. & Nieppola, J. 1987. Vegetation changes in old stands of *Pinus sylvestris* L. in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 2: 369–377.
- Mannerkoski, H. 1976. Puuston ja pintakasvillisuuden kehitys ojituksen jälkeen saarisella suolla. *Suo* 27: 97–102.
- Miettinen, P. 1996. Elinympäristövaatimuksiin perustuva arvio metsänhoidon vaikutuksista eri eliöryhmiin. *Metsätieteen aikakauskirja* 4/1996: 373–388.
- Mikola, P. 1984. Harsintametsätalous. Suomen Metsätieteellisen seuran kokouksessa 19.9.1984 pidetty esitelmä. *Silva Fennica* 18(3): 293–301.
- Mäkipää, R. 1994. Effects of nitrogen fertili-

- zation on the humus layer and ground vegetation under closed canopy in boreal coniferous stands. *Silva Fennica* 28: 81–94.
- 2000a. Ympäristötekijöiden alueellinen vaihtelu. Teoksessa: Reinikainen, A. ym. (toim.). *Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa*. Tammi, Helsinki. s. 34–43.
- 2000b. *Dicranum*-suku – Kynsisammalet. Teoksessa: Reinikainen, A. ym. (toim.). *Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa*. Tammi, Helsinki. s. 241–242.
- 2000c. *Hylocomium splendens* – Metsäkerrossammal. Teoksessa: Reinikainen, A. ym. (toim.). *Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa*. Tammi, Helsinki. s. 248–250.
- Mälkönen, E., Kellomäki, S. & Aro-Heinilä, V. 1982. Lannoituksen ja kastelun vaikutus männikön pintakasvillisuuteen. *Silva Fennica* 16: 27–42.
- Nieppola, J. 1986. Cajanderin metsätyypiteoria. Kirjallisuuteen perustuva tarkastelu. *Folia Forestalia* 654. 42 s.
- 1992. Long-term vegetation changes in stands of *Pinus sylvestris* in southern Finland. *Journal of Vegetation Science* 3: 475–484.
- Norrlin, J.P. 1910. Kasvisto ja kasvillisuus. I. Luonto ja kasvipeite. Suomen Kartasto 1910. Suomen Maantieteellinen Seura, Helsinki. 37 s.
- Nousiainen, H. 2000. *Dryopteris carthusiana* – Metsäälvejuuri. Teoksessa: Reinikainen, A. ym. (toim.). *Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa*. Tammi, Helsinki. s. 186–188.
- Nylander, A.E. & Chydenius, A.H. 1852. Förteckning öfver Sällskapet pro Fauna et Flora Fennica samlingar. I. Helsingfors. 68 s.
- Odell, G. & Ståhl, G. 1998. Vegetationsförändringar i skogsmark från 1980-talet – resultat från den landsomfattande ståndårtskarteringen. *Svensk Botanisk Tidskrift* 92: 227–232.
- Oksanen, J. & Ahti, T. 1982. Lichen-rich pine forest vegetation in Finland. *Annales Botanici Fennici* 19: 275–301.
- Palmgren, A. 1917. Studier öfver lövängsområdena på Åland. Ett bidrag till kännedomen om vegetationen och floran på frisk kalkhaltig grund. III. Statistisk undersökning af floran. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica* 42(1): 474–634.
- Pienimäki, T. 1982. Kasvillisuuden ojituksen jälkeinen kehitys eräillä suotyypeillä Pohjois-Pohjanmaalla. *Suo* 33: 113–123.
- Pitkänen, A. & Huttunen, P. 1999. A 1300-year forest-fire history at a site in eastern Finland based on charcoal and pollen records in laminated lake sediment. *Holocene* 9: 311–320.
- Reinikainen, A. 1965. Vegetationsuntersuchungen auf dem Walddüngungs-Versuchsfeld des Moores Kivisuo, Kirchsp. Leivonmäki, Mittelfinnland. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 59(5). 62 s.
- 1984. Suotyypit ja ojituksen vaikutus pintakasvillisuuteen. Julkaisussa: Paarlahti, K. (toim.). *Jaakkoin suon koeojitusalue 75 vuotta*. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 156: 7–21.
- 1988. Metsäojitettujen soiden kasvupaikkaluokituksen suunnanhakua. *Suo* 39: 61–71.
- 1995. VMI ja metsäkasvillisuuden monimuotoisuus. Julkaisussa: Hannelius, S. & Niemelä, P. (toim.). *Monimuotoisuus metsien hoidossa*. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 564: 103–115.
- 2000a. Kasviston ja kasvillisuuden tutkimus ja seuranta Suomessa. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). *Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa*. Tammi, Helsinki. s. 8–19.
- 2000b. *Vaccinium oxycoccos* – Isokarpalo. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). *Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa*. Tammi, Helsinki. s. 131–133.
- , Mikkola, K., Vanha-Majamaa, I., Nousiainen, H. & Tamminen, M. 1998. Metsä- ja suokasvillisuuden seuranta VMI:n yhteydessä. Julkaisussa: Annala, E. (toim.). *Monimuotoinen metsä. Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman väliraportti*. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705: 20–73.
- , Mäkipää, R., Vanha-Majamaa, I. & Hota-

- nen, J.-P. (toim.) 2000. Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. 384 s.
- Ruuhijärvi, R. 1960. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. *Annales Botanici Societatis 'Vanamo'* 31(1). 360 s.
- 1983. The Finnish mire types and their regional distribution. Julkaisussa: Gore, A.J.P. (toim.). Mires: swamps, bog, fen and moor: regional studies. *Ecosystems of the world* 4B. Elsevier, Amsterdam. s. 47–67.
- Salemaa, M. 2000. *Linnaea borealis* – Vanamo. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 120–121.
- & Jukola-Sulonen, E.-L. 1998. Avohakkuu ja kangasmetsän aluskasvillisuus. Julkaisussa: Lappalainen, I. (toim.). Suomen luonnon monimuotoisuus. Suomen ympäristökeskus & Edita, Helsinki. s. 166–167.
- Sarasto, J. 1951. Metsäojituksen vaikutuksesta eräiden rämeiden pintakasvillisuuteen. *Suo* 5: 57–62.
- 1957. Metsän kasvattamiseksi ojitettujen soiden aluskasvillisuuden rakenteesta ja kehityksestä Suomen eteläpuoliskossa. *Acta Forestalia Fennica* 65(7). 108 s.
- 1961. Über die Klassifizierung der für Walderziehung entwässerten Moore. *Acta Forestalia Fennica* 74. 57 s.
- 1964. Kasvilajien vitaliteetti metsätyypin opastajana. *Metsätaloudellinen Aikakauslehti* 410.
- Sarvas, R. 1937. Havaintoja kasvillisuuden kehityksestä Pohjois-Suomen kuloaloilla. *Silva Fennica* 44. 64 s.
- Suominen, J. 1965. Maamme kasvistotietojen kokoamisesta ja kartoituksesta. *Luonnon Tutkija* 69: 74–84.
- Tanttu, A. 1915. Tutkimuksia ojitettujen soiden metsittymisestä. *Acta Forestalia Fennica* 5(2). 245 s.
- Til-Landz, E. 1673. *Catalogus plantarum tam in excultis, quam incultis locis prope Aboam superiori aestate nasci observatarum*. In *gratiam Philo-Botanicorum concinnatus, Aboae*. 31 s.
- Tolonen, M. 1978. Palaeoecology of annually laminated sediments in Lake Ahvenainen, S. Finland. I. Pollen and charcoal analyses and their relation to human impact. *Annales Botanici Fennici* 15: 177–208.
- Tomppo, E. 2000. Kasvupaikat ja puusto. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 60(83).
- , Henttonen, H., Korhonen, K.T., Aarnio, A., Ahola, A., Heikkinen, J., Ihalainen, A., Mikkilä, H., Tonteri, T. & Tuomainen, T. 1998. Etelä-Pohjanmaan metsäkeskuksen alueen metsävarat ja niiden kehitys 1968–97. *Metsätieteen aikakauskirja* 2B/1998: 293–374.
- Tonteri, T. 1990. Inter-observer variation in forest vegetation cover assessments. *Silva Fennica* 24: 189–196.
- 2000. *Convallaria majalis* – Kielo. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 184–185.
- , Mikkola, K. & Lahti, T. 1990. Compositional gradients in the forest vegetation of Finland. *Journal of Vegetation Science* 1: 691–698.
- Tuomikoski, R. 1958. *Dryopteris spinulosa* (Mull.) Ktze – Metsän alvejuuri. Julkaisussa: Jalas, J. (toim.). Suuri kasvikirja I. Suomen luonto. Otava, Helsinki. s. 101–103.
- Vanha-Majamaa, I. 2000a. Muuttuva lajisto. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 86–93.
- 2000b. *Epilobium angustifolium* – Maitohorsma. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 189–190.
- 2001. Metsätalouden vaikutus kasvillisuuteen. *Metsätieteen aikakauskirja* 1/2001: 72–76.
- & Reinikainen, A. 2000. Muuttuvan maankäytön vaikutus kasvillisuuteen. Teoksessa: Reinikainen ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki. s. 302–317.
- Vasander, H., Kuusipalo, J. & Lindholm, T.

1993. Vegetation changes after drainage and fertilization in pine mires. *Suo* 44: 1–9.
- & Roderfeld, H. 1998. Suopohjien ennallistaminen. Julkaisussa: Vasander, H. (toim.). Suomen suot. Suoseura, Helsinki. s. 143–147.
- Vasari, Y. 2000. Suomen luonnon kehitys jääkaudesta nykyaikaan. Teoksessa: Reinikainen, A. ym. (toim.). Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa. Tammi, Helsinki, s. 20–33.
- Vuorela, I. & Hicks, S. 1996. Human impact on the natural landscape in Finland: A review of the pollen evidence. *Pact* 50: 245–257.
- Väre, H., Ohtonen, R. & Oksanen, J. 1995. Effects of reindeer grazing on understorey vegetation in dry *Pinus sylvestris* forests. *Journal of Vegetation Science* 6: 523–530.
- White, P.S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 3: 229–299.



Kuva: E. Oksanen

Geneettinen monimuotoisuus

7 Jalojen lehtipuiden geneettinen monimuotoisuus ja sen suojele Suomessa

Mari Rusanen

Johdanto

Metsäpuiden geenivarojen arvo on tunnustettu poliittisesti korkealla tasolla ensimmäisen kerran luonnon monimuotoisuutta koskevassa Rion sopimuksessa, minkä jälkeen useat valtiot ovat ryhtyneet luomaan ja toteuttamaan kansallisia metsien geneettisen suojelun ohjelmiaan. Jalojen lehtipuiden geenivaroihin on kiinnitetty Euroopassa erityisestä huomiota siksi, että monet ryhmän lajit ovat ekologisesti ja lisääntymisbiologialtaan herkkiä altistumaan geneettiselle eroosiolle, mutta myös niiden monipuolisten käyttömahdollisuuksien vuoksi. Jalojen lehtipuiden puuaineen tuotos on Suomessa merkityksellistä lähinnä pienessä mittakaavassa, mutta Euroopan tasolla merkittävä taloudellinen resurssi. Koko lajiryhmä on ekologisesti ja maisemallisesti tärkeä kautta Euroopan ja erityisen arvokas lisä eteläsuomalaisessa metsäluonnossa, missä lajit esiintyvät levinneisyysalueensa pohjoisrajalla, kaukana sopeutumisensa optimiolosuhteista. Suomalaiset metsäpuut ovat luonnonvalinnan vaikutuksesta sopeutuneet pohjoiseen lämpö- ja valoilmastoon, eikä meille pääsääntöisesti ole mahdollista tuoda muualta lajien levinneisyysalueelta viljelyaineistoa, joka menestyisi paikallisten alkuperiemme veroisesti.

Geneettisen muuntelun määrä kuvastaa populaation kykyä tuottaa monimuotoisia jälkeläistöjä ja siten selviytyä muuttuvissa olosuhteissa. Muuntelun

määrän lisäksi lajin evolutiiviseen potentiaaliin vaikuttaa se, miten lajin sisältämä kokonaisuuntelu on jakautunut hierarkisesti eri tasoille: maantieteellisten alueiden väliseen osuuteen, populaatioiden väliseen muuntelun kunkin maantieteellisen alueen sisällä sekä yksilöiden väliseen muunteluun populaation sisällä. Muuntelun määrää ja sen jakautumista muokkaavat **evolutiiviset prosessit**: mutaatio, luonnonvalinta, satunnaisajautuminen, geenivirta sekä pariuminen (ikkuna 4). Geneettisen suojelun ensisijainen tavoite luonnonpopulaatiossa on turvata muuntelua ylläpitävien prosessien toiminta. Jos nämä prosessit ovat vaarantuneet pienen populaatiokoon, pirstoutumisen tai ulkoisten uhkien takia, suojellaan muuntelua myös tarkoitusta varten perustetuissa kokoelmissa. Tässäkin tapauksessa tavoitteena on luoda olosuhteet, joissa evolutiiviset prosessit ylläpitävät ja muokkavat muuntelua, sen sijaan että yritettäisiin staattisesti säilyttää metsikössä kerran vallinnut geneettinen koostumus.

Pirstoutumisen ja pienen populaatiokoon vaikutus lajin evoluutioon

Yhtenäisen kasvipopulaation pirstoutuminen useaksi pienemmäksi, erilliseksi populaatioksi nähdään yleisesti uhkana geneettiselle muuntelulle (esim. Young ym. 1996). Elinympäristöjen pirstoutuminen johtaa usein lajimäärän väheneemiseen, lajien vuorovaikutusten muuttu-

Ikkuna 4: Evolutiiviset prosessit

Mutaatio on evolutiivisista voimista ainoa, joka tuo evoluutiolle uutta raaka-ainetta. Mutaatiotaajuus on kuitenkin normaalisti niin alhainen että sillä ei ole merkitystä luonnonpopulaatioidemme muuntelulle ainakaan sillä ajanjaksolla jonka puitteissa geneettinen suojelu toteutetaan.

Luonnonvalinta muokkaa populaatioiden geneettistä koostumusta niissä ominaisuuksissa, jotka ovat tärkeitä lajin ja yksilön selviytymiselle; tällaisia ovat esimerkiksi kasvunopeus tai silmuun puhkeamisen ajoittuminen.

Satunnaisajautumisella tarkoitetaan tilannetta, jossa populaation alleelifrekvenssit muuttuvat sukupolvesta toiseen puhtaasti sattumasta johtuvista syistä. Suuressa populaatiossa alleleilla on suunnilleen frekvenssiään vastaava todennäköisyys siirtyä seu-

raavaan sukupolveen (ellei niihin kohdistu valintaa), mutta pienessä populaatiossa sattuma vaikuttaa siirtymisen todennäköisyyteen. Prosessi johtaa yleensä alleelien vähenemiseen ja geneettisen muuntelun kaventumiseen.

Geenivirta tapahtuu joko siitepölyn tai siementen kulkeutumisen kautta. Geenivirran realisoituminen edellyttää, että toisesta populaatiosta kulkeutunut siemen tai ulkopuolisen siitepölyn hedelmöittävä munasolu kehittyä lisääntymiskykyiseksi jälkeläiseksi. Geenivirta pyrkii tasoittamaan populaatioiden välisiä geneettisiä eroja ja on siten eräänlainen vastavoima sekä valinnalle että satunnaisajautumiselle.

Pariutuminen tekee olemassa olevista geneeistä uusia yhdistelmiä ja näin tuottaa uutta materiaalia luonnonvalinnalle.

miseen sekä muutoksiin populaatiodynamiikassa. Pirstoutumisen vaikutukset populaatioiden geneettiseen dynamiikkaan ovat myös huomattavat, joskin monimutkaiset ja vaikeasti tutkittavissa. Populaatiogeneettinen teoria ennustaa, että pirstoutuminen johtaa geneettisen muuntelun vähenemiseen (geneettiseen eroosioon) sekä populaatioiden erilaistumiseen toisistaan seuraavien mekanismien kautta:

- geneettinen satunnaisajautuminen lisääntyy
- itsesiitos lisääntyy (sisältää myös lähisukulaisten pariutumisen)
- populaatioiden välinen geenivirta vähenee

- paikallisen sukupuuton todennäköisyys kasvaa

Lyhyellä aikavälillä kehitys saattaa laskea yksilöiden elinvoimaa ja lisääntymiskykyä (fitness), pitkällä aikavälillä lajin evolutiivinen potentiaali alenee eli sen kyky vastata ympäristön muutoksiin heikkenee.

Pirstoutumisen geneettisiä vaikutuksia on tutkittu kasveilla, mutta niillä havaittava laaja kirjo erilaisia lisääntymisjärjestelmiä (suvullinen ja kasvullinen lisääntyminen, pölytys- ja risteytymistavat, itsesiitoksen estomekanismit, siementen leviämistavat) tekee tulosten yleistämisen vaikeaksi. Useilla ruohovartisilla

kasveilla ja metsäpuista eukalyptuksella (*Eucalyptus albens*) on havaittu positiivinen korrelaatio pirstoutumisen jälkeisen populaatiokoon sekä muuntelun määrää mittaavan suureen, alleelien lukumäärän, välillä (Prober ja Brown 1994). Samassa tutkimuksessa havaittiin myös viitteitä eristäytymisen kynnys-etiäisyydestä: pienet populaatiot, joiden etiäisyys lähimpään suureen populaatioon oli vähemmän kuin 250 m, eivät osoittaneet vähentynyttä muuntelua, mutta kynnysetiäisyyttä kauempana sijaitsevilla populaatioissa muuntelu oli vähentynyt. Tällaisia arvioita on tehty vain hyvin harvoilla puulajeilla, ja kynnysarvot ovat luonnollisesti riippuvaisia sekä kasvuympäristöstä että lajin lisääntymisjärjestelmästä.

Pirstoutuminen saattaa aiheuttaa populaatiossa myös lisääntynyttä itsesiitosta tai lähisukulaisten pariutumista, joka näkyy heterotsygotian alenemisena. Vaikutus on yleensä haitallinen (nk. sisäsiitosdepressio), koska yhä useampi yksilö saa vanhemmiltaan saman haitallisen resessiivisen geenin, joiden elinkykyä alentava vaikutus tulee näin ilmi uudessa sukupolvessa. On kuitenkin myös tilanteita, joissa sisäsiitos on populaatiolle edullinen ilmiö, kun valinta puhdistaa haitalliset alleelit pois pienessä ja sisäsiitteisessä populaatiossa. Tämä ei olisi mahdollista suuressa populaatiossa, jossa haitallinen alleeli on piilossa heterotsygooteissa kantajayksilöissä. Kyseistä mekanismia käytetään hyväksi kasvinjalostuksessa, mutta toistaiseksi ilmiötä ei ole onnistuttu mittamaan luontaisissa kasvipopulaatioissa (Young ym. 1996). Menetelmä ei sovi käytettäväksi metsäpuilla, joilla on yleisesti tavattu paljon haitallisia alleeleja (Kärkkäinen 1994).

Metsäpuupopulaatioiden koko vaihtelee sekä ajallisesti että paikasta toiseen niin lajien välillä kuin saman lajin sisäl-

läkin. Kynäjalavan populaatio Suomessa voi muodostua muutamasta puusta, kun taas eteläsuomalaisessa kuusen populaatiossa voi olla tuhansia yksilöitä. Toisaalta metsänrajalla Lapissa kuusikin muodostaa pieniä populaatioita. Populaatioiden koko riippuu yksilöiden määrästä, lajin risteytymistavasta sekä ympäristötekijöistä, eikä populaatiokoon tarkka määrittäminen ole useinkaan mahdollista. Määrittely riippuu myös tiedon käyttötarkoituksesta erityisesti kasvullisesti lisääntyvillä lajeilla. Ekologi tai metsänhoitaja on ensisijaisesti kiinnostunut metsikön runkomäärästä, kun taas geneetikko haluaa tietää metsikössä kasvavien genotyyppien lukumäärän, mikä saattaa olla haavalla tai lehmuksella vain murto-osa runkoluvusta. Populaatiossa olevien genotyyppien lukumäärä sekä genotyyppien keskinäiset sukulaisuussuhteet vaikuttavat siihen, kuinka paljon geneettistä muuntelua populaatiossa on.

Populaatiogenetiikan käyttämät tilastolliset menetelmät perustuvat kuvitteelliseen populaatioon, jossa kaikki yksilöt lisääntyvät yhtä tehokkaasti ja pariutuvat satunnaisesti keskenään, jälkeläistuotos ei vaihtele vuodesta toiseen, sukupuolijakauma on tasainen ja populaatioiden välillä on geenivirtaa. Tällaisessa ideaalitapauksessa laji ja siihen kuuluvat populaatiot olisivat geneettisesti tasapainossa, ja populaation todellinen yksilömäärä olisi myös sen efektiivinen koko. Luonnossa nämä oletukset eivät kuitenkaan toteudu, ja yksilöt eivät siirrä geenejään yhtä tehokkaasti seuraavaan sukupolveen. Jos populaation lisääntymisjärjestelmä sekä sukupuolien väliset suhteet ja hedelmällisyyserot tunnetaan, voidaan populaation yksilömäärästä johtaa sille efektiivinen populaatiokoko (N_e), joka sopii geneettisiin tarkasteluihin. Efektiivinen populaatiokoko on yleensä pienempi kuin populaation yksi-

lömää ja laskutavasta riippuen se kuvastaa jonkin tietyn tekijän (esim. ikärakenne, sukupuolisuhteet) vaikutusta populaation geneettiseen kokoon. Efektivistä populaatiokokoa käytetään hyväksi mm. populaation pienuudesta johtuvia evolutiivisia riskejä arvioitaessa.

Geneettisen muuntelun mittaaminen suomalaisissa vaahterapopulaatioissa

Sisäsiitoksen ja geneettisen satunnaisajautumisen merkitystä suomalaisissa vaahterapopulaatioissa mitattiin allotsyymeillä 29 vaahterapopulaatiossa, jotka kattoivat lajin koko levinneisyysalueen Suomessa. Vaahtera valittiin tutkimukseen, koska se on osittain hyönteispölytteinen ja sen vuoksi alttiimpi pirstoutumisen haitallisille vaikutuksille kuin esim. tuulipölytteinen tammi. Kun halutaan arvioida geneettistä eroosiota nimenomaan populaatiotasolla, vaahtera sopii hyvin tutkimuskohteeksi myös siksi, että se ei ole lajina uhanalainen, mutta silti useassa Euroopan maassa vaahteran populaatioiden katsotaan tarvitsevan suojelua (Rusanen 1998). Vaahtera kasvaa monenlaisilla kasvupaikoilla ja on suosittu myös piha- ja puistopuuna. Usein metsiköstä on vaikea päätellä, mikä on ollut ihmisen vaikutus sen historiassa. Tässä tutkimuksessa osa populaatioista (15 kpl) oli selkeästi luontaisia, loput olivat mahdollisesti pihapiireistä villiintyneitä tai selkeästi puistomaisesti hoidettuja (esim. Linnunlaulun populaatio Helsingissä).

Muuntelua mitattiin allotsyymeillä, koska ne ovat neutraaleja suhteessa luonnonvalintaan ja sopivat siksi mittaamaan sellaisia evolutiivisia prosesseja, jotka eivät vaikuta tiettyyn ominaisuuteen

vaan koko genomiin. Tällaisia ovat erityisesti satunnaisajautuminen ja geenivirta, joiden vaikutukset ovat tärkeitä pienissä ja pirstoutuneissa populaatioissa.

Muuntelun määrä

Vaahteran geneettinen muuntelu Suomessa on kohtuullisella tasolla: odotettu heterotsygotia lajitasolla oli 0,147 (Rusanen ym. 2000), mikä on lähellä pitkäikäisten puuvartisten kasvilajien keskiarvoa 0,149 (Hamrick ym. 1991) mutta hieman alempi kuin lehtipuille arvioitu keskiarvo 0,183 (Hamrick ym. 1992). Viimeaikaiset lehtipuilla tehdyt isoentsyymitutkimukset ovat esittäneet korkeampia heterotsygotia-arvoja kuin meidän vaahterallamme: kastanjalla Italiassa 0,25 ja Turkissa 0,34 (Villani ym. 1991) sekä pihlajalla, joka vaahteran tavoin on hyönteispölytteinen, 0,23 (Raspé ja Jacquemart 1998). Vaahterapopulaatioiden sisäiset heterotsygotia-arvot vaihtelivat välillä 0,042–0,207 ja näistä laskettu keskiarvo oli 0,128. Alhaisin heterotsygotia-arvo (0,042) osoittaa hyvin vähäistä populaation sisäistä muuntelua, mutta koko lajia ajatellen sen painoarvo on vähäinen, sillä kyseinen populaatio oli tutkimuksen ainoa selvästi urbaani, todennäköisesti istutettu puistikko (Jermunpuisto Helsingin Malmilla). Tutkimuksessa mukana olleet luontaiset sekä puoliurbaanit populaatiot eivät ryhminä eronneet toisistaan muuntelun määrän suhteen.

Muuntelun jakautuminen populaatioiden sisäiseen ja väliseen komponenttiin

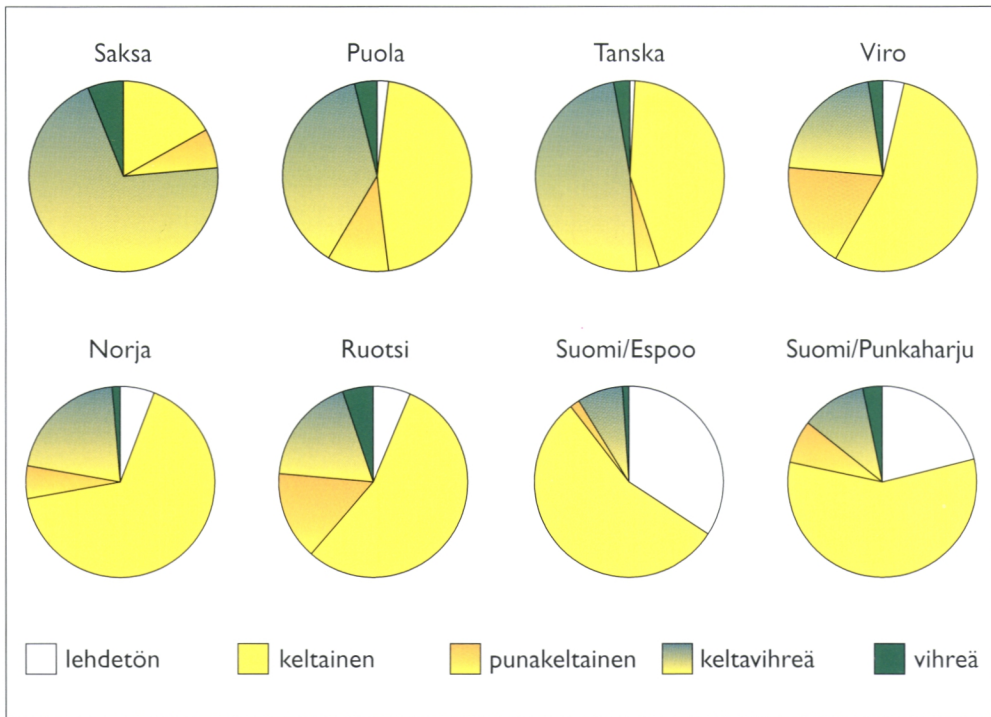
Vaahteran populaatiot näyttäisivät olevan erilaistuneet toisistaan enemmän kuin tammen populaatiot Suomessa. Geneettisestä muuntelusta noin 12 % on populaatioiden välillä (Rusanen ym. 2000), kun tammella vastaava luku on vain viisi prosenttia (Mattila ym. 1994). Erilaistuminen on suurempaa myös verrattuna sokerivaahteralla Kanadassa tehtyyn tutkimukseen, jossa populaatioiden välisen muuntelun osuus kokonaismuuntelusta oli vain kolme prosenttia (Perry ja Knowles 1989). Allotsyymeillä mitattuna geneettinen muuntelu populaatioiden välillä on myös suurempaa kuin maantieteellisten suuralueiden välillä, eivätkä populaatioiden väliset geneettiset etäisyydet korreloineet maantieteellisten etäisyyksien kanssa. Näin ollen neutraalin muuntelun jakautuminen ei noudattele maantieteellistä levinneisyyttä.

Saman suuntaisia tuloksia kuin vaahteralla Suomessa on saatu myös ruohovartisilla kasveilla. Mc Cue ym. (1996) tutkivat muuntelun hierarkista jakautumista eräällä kalifornialaisella helokilla (*Clarkia springvillensis*) ja totesivat, että osapopulaatiot ovat tällä lajilla keskimäärin enemmän erilaistuneita toisistaan kuin varsinaiset populaatiot. Puna-aikilla (*Silene dioica*) saarella kasvavat osapopulaatiot olivat keskimäärin enemmän erilaistuneita toisistaan kuin saarten populaatiot keskenään (Giles ym. 1998). On syytä vielä korostaa, että edellä esitettyjä lukuja varten on analysoitu nimienomaan muuntelua, johon ei kohdistu valintapainetta, ja muuntelun jakautumisen avulla mitataan satunnaisajautumisen vaikutusta populaatioihin niiden evolutiivisessa historiassa. Kasvu- tai so-

peutumisominaisuuksia mitattaessa saataisiin muuntelulle todennäköisesti hyvin toisenlainen jakautuma.

Ovatko satunnaisajautuminen tai sisäsiitos merkittäviä uhkia populaatioiden tulevaisuudelle?

Muuntelun määrällä tutkittiin myös sitä, onko metsiköiden pieni koko muodostunut uhaksi vaahteralle Suomessa. Jos pienissä populaatioissa olisi tapahtunut satunnaisajautumisesta johtuvaa geneettistä eroosiota, oletettaisiin pienissä populaatioissa olevan jäljellä vähemmän muuntelua kuin suurissa, ja tällainen korrelaatio onkin havaittu useilla lajeilla (Frankham 1996). Geneettisen muuntelun häviämiseen vaikuttavat mekanismit ovat kuitenkin monimutkaisia ja on selvää, että kaikki pirstoutumistapahtumat eivät ole johtaneet geneettiseen köyhtymiseen. Esimerkiksi sokerivaahteralla Kanadassa Young ym. (1993) vertasivat allotsyymimuuntelua pirstoutuneissa metsiköissä muunteluun yhtenäisellä levinneisyysalueella, eivätkä havainneet eroja muuntelun määrässä. Suomalaisessa vaahtera-aineistossa muuntelun määrä ja populaatiokoko eivät korreloineet keskenään eikä geneettisen satunnaisajautumisen haitallisia vaikutuksia ollut havaittavissa muuntelun määrällä mitattuna. Toisaalta vaahterapopulaatioiden geneettinen rakenne, jossa erilaistuminen on suhteellisen selvää mutta ei korreloi maantieteellisen rakenteen kanssa, saattaa kuvastaa sitä, että populaatiot ovat erilaistuneet suhteellisen äskettäin (sukupolvilla mitattuna) eivätkä ole vielä saavuttaneet tasapainotilaa muutoksen jälkeen. Tällöin aineiston tulkinta olisi



Kuva 1. Suomessa kasvaneiden yksivuotiaiden vaahterantaimien syysväri silmävaraisesti arvioituna (yhteensä 1796 tainta).

se, että kohtullisesta geenivirrasta huolimatta vaahterapopulaatioihin tai osaan niistä vaikuttaa parhaillaan satunnaisajautuminen, jonka merkitys ei ole vielä mitattavissa geneettisenä köyhtymisenä. Allotsyymeillä mitattuna vaahterametsiköissämme ei ole havaittavissa sisäsiittoa: tutkituista 29 populaatiosta vain kolmessa oli selvästi positiivinen sisäsiitoskerroin.

Kvantitatiiviset ominaisuudet

Kasvurytmi on esimerkki sopeutumiso-minaisuudesta, jota yleensä kontrolloi useampi kuin yksi geeni. Nämä geenit ja niiden frekvenssi kussakin populaatiossa on altis valinnan – esimerkiksi keväthallojen – vaikutukselle, ja niinpä populaatioiden alleelifrekvenssit tällaisissa gee-

neissä muuttuvat ajan myötä siten, että kyseisissä olosuhteissa edullisten alleelin frekvenssi kasvaa. Alleelifrekvenssin muuttuminen tapahtuu hitaasti. Olosuhteisiin huonosti sopivat geenit eivät siirry seuraavaan sukupolveen, jos niitä kantava yksilö kuolee ennen lisääntymistä tai esimerkiksi kukkii vähemmän kuin paremmin sopeutuneet naapurinsa. Näin populaation sopeutuneisuus paranee pitkällä aikavälillä. Geneettistä muuntelua sopeutumaominaisuuksissa mitataan yleensä kenttäkokeissa, joissa koetaimet kasvavat yhtenäisissä olosuhteissa, ja niistä voidaan mitata tarkasti kiinnostuksen kohteena olevia tunnuksia kuten pituutta, taimen kasvuopeutta, lehden puhkeamisen ajankohtaa keväällä tai päätesilmun muodostumista loppukesällä. Vaahteralla kasvurytmiä on alustavasti mitattu yksivuotisten taimien syysvärin avulla. Kun verrattiin samois-

sa olosuhteissa kasvatettuja suomalaisia ja keskieurooppalaisia alkuperiä keskenään, nämä erosivat toisistaan sekä kasvun että syysvärin suhteen (kuva1).

Jalojen lehtipuiden geneettinen suojele Suomessa

Jalojen lehtipuittemme geneettistä muuntelua suojellaan Suomessa kolmella tasolla. Ensinnäkin kaikki luontaiset jalojen lehtipuiden esiintymämme kuuluvat luonnonsuojelulain (1096/1996) nimeämiin suojeltuihin luontotyyppeihin. Toiseksi, geenivarjojen säilytysohjelmassa on varattu geenireservimetsiksi muutamia luontaisia vaahtera-, saarni- ja lehmusmetsiköitä. Omistaja on sitoutunut hoitamaan näitä metsiköitä siten, että kyseisten puulajien säilyminen kasvupaikalla turvataan ja niiden luontaista uudistumista edistetään. Kolmanneksi, geenivarjoja suojellaan perustamalla intensiivisesti hoidettuja kokoelmia, joihin kerätään aineistoa luontaisista populaatioistamme.

Kun metsäpuiden geneettisen suojelelun ohjelmaa laadittiin, jaloja lehtipuita koskevia geneettisiä tutkimustuloksia ei ollut käytettävissä. Harvinaisten puulajien geneettinen tutkimus oli vasta alkamassa, ja olosuhteemme lajien levinneisyysalueen pohjoisreunalla vaikeutti keskieurooppalaisten tulosten soveltamista täällä. Tässä kuvattu vaahteratutkimus (Rusanen ym. 2000) on eräiden tammea koskevien töiden (Mattila ym. 1994) lisäksi ensimmäinen yritys arvioida geneettisen suojelelun ohjelmaa tutkimuksen avulla Suomen olosuhteissa.

Suojeltujen luontotyyppien tasolla luonnonsuojelulaki määrää, ettei luontotyyppiin kuuluvaa aluetta saa käsitellä

siten, että sen ominaispiirteet vaarantuvat. Vaikka tämä määräys palvelee lähinnä lajien suojelelun, se on myös tärkeä lisä geneettiseen suojeleluun niissä populaatioissa, jotka eivät kärsi sisäsiitoksesta. Vaahteralla populaatioissa näyttäisi keskimäärin olevan niin paljon muuntelua jäljellä, että sisäsiitaisuudesta ei muodostu uhkaa populaation tulevaisuudelle. Koska kuitenkin tiedetään, että metsäisissä olosuhteissa vain murto-osa vaahterametsikön yksilöistä kukkii ja tuottaa siementä, metsän käsittely – ennen kaikkea valon lisääminen latvustossa – on ensisijaisen tärkeää paikallisen populaation tulevaisuuden kannalta. Tämä jää maanomistajan vapaaehtoisuuden toiminnan ja valvontatunneisuuden varaan, sillä laki velvoittaa vain passiiviseen suojeleluun eli olemaan tuhoamatta metsikköä.

Geenireservimetsät ovat edellistä aktiivisempi suojelelun muoto, koska omistaja on sitoutunut turvaamaan metsikön uudistumisen käyttäen aina vain paikallista alkuperää. Geenireservimetsien suhteen on kuitenkin tarpeen kysyä sama kysymys kuin edellä: Onko metsikössä jäljellä riittävästi geneettistä muuntelua turvaamaan sen evolutiivinen tulevaisuus? Suomessa on kaksi vaahteran geenireservimetsää, joista toinen oli mukana allotsyymitutkimuksessa. Metsikkö on eräs pohjoisimpia ja itäisimpiä vaahteraesiintymiämme (Parikkala, 61°34'N, 29°11'E). Se on luontainen mutta pieni, sillä siinä kasvaa vain yhdeksän lisääntymiskokoista yksilöä. Allotsyymeillä mitattuna metsikössä on kuitenkin muuntelua saman verran kuin tutkituissa populaatioissa keskimäärin, ja luontaista uudistumista on havaittavissa. Geenireservimetsäksi valitsemisen jälkeen vaahteroille on avattu tilaa harventamalla pois kuusta, haapaa ja koi-vua. Tämän jälkeen vuonna 1998 kaikki genotyytit tuottivat siementä. Vuonna

Taulukko 1. Jalojen lehtipuiden geneettistä suojelua varten perustettavien kokoelmien tavoite-rakenne ja toteutumisaste vuoden 2000 lopussa.

Laji	TAVOITE		TOTEUTUNUT v. 2000		
	Metsiköitä	Puita/ Perheitä	Metsiköitä	Puita/ Perheitä	Valmis
Vaahtera	50	290	42	268	2005
Saarni	20	170	29	152	2005
Metsälehmus	70	400	91	506	2003
Tammi	20	170	25	163	2000
Vuorijalava	40	250	38	220	2000
Kynäjalava	30	150	19	125	2003

1999 kukintaa ei ollut ollenkaan kun taas vuoden 2000 kukinta oli erittäin runsas. Hoitotoimenpiteiden ansiosta populaatio tulee todennäköisesti laajentumaan, ja siitä saadaan arvokas paikallisesti sopeutunut ja geneettisessä mielessä hyvinvoiva metsikkö.

Ensisijainen geneettisen suojelun menetelmä jaloilla lehtipuilla on **kokoelminen** perustaminen eli geenivarojen suojelu niiden luontaisen kasvupaikan ulkopuolella (taulukko 1). Jalojen lehtipuiden levinneisyysalueet Suomessa ovat niin suppeat, että kokoelmia ei pääsääntöisesti tarvitse jakaa useaan osaan alkupe-
ralueitten perusteella. Kuitenkin kokoelmat pyritään luonnonkatastrofin varalta perustamaan kahteen eri paikkaan, joissa voi olla joko kokonaan tai osittain sama aineisto. Vaahteran kokelmiin on tähän mennessä kerätty siementä 42 metsiköstä. Tavoitteena on kerätä 10 siemenpuuta/metsikkö, mistä saadaan kasvatettua 10 perhettä. Epätasaisen siementuotannon ja teknisten keruuvaikeuksien takia siemenpuiden määrä jää kuitenkin usein alhaisemmaksi. Kustakin perheestä istutetaan enintään 10 jälkeläistä (puolisisarusta) kokoelmaan, joka aidataan ja jota hoidetaan intensiivisesti. Istutusjärjestys ja harvennukset suunnitellaan siten, että sukulaisten risteytyminen keskenään minimoidaan ja siementä voi-

daan tarvittaessa käyttää myös metsänviljelyyn. Kuitenkin pyritään siihen että Suomessa käytettävä vaahteran viljelyaineisto saataisiin tulevaisuudessa ensisijaisesti kotimaisilta siemenviljelyksiltä. Aktiivisen geneettisen suojelun lisäksi jalojen lehtipuittemme perimää turvaa parhaiten kotimaisten alkuperien käyttö niin maisemaistutuksissa kuin metsänviljelyssäkin.

Kirjallisuus

- Frankham, R. 1996. Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10 (6): 1500–1508.
- Giles, B.E., Lundqvist, E. & Goudet, J. 1998. Restricted gene flow and subpopulation differentiation in *Silene dioica*. *Heredity* 80: 715–728.
- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W., Murawski, D.A. & Loveless, M.D. 1991. Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. Teoksessa: Falk, D.A. & Holsinger, K.E. (toim.). *Genetics and Conservation of Rare Plants*. Oxford University Press, Oxford. s. 75–86.
- , Godt, M.J.W. & Sherman-Broyles, S.L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95–124.
- Kärkkäinen, K. 1994. Deleterious mutations

- and sexual allocation in the evolution of reproduction of Scots pine. Department of genetics. University of Oulu. 37 s.
- Mattila, A., Pakkanen, A., Vakkari, P. & Räsänen, J. 1994. Genetic variation in English oak (*Quercus robur*) in Finland. *Silva Fennica* 28 (4): 251–256.
- McCue, K.A., Buckler, E.S. & Holtzworth, T.P. 1996. A hierarchical view of genetic structure in the rare annual plant *Clarkia springvillensis*. *Conservation Biology* 10 (5): 1425–1434.
- Perry, D.J. & Knowles, P. 1989. Allozyme variation in sugar maple at the northern limit of its range in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 19 : 509–514.
- Prober, S.M. & Brown, A.H.D. 1994. Conservation of the grassy white box woodlands: Population genetics and fragmentation of *Eucalyptus albens*. *Conservation Biology* 8 (4): 1003–1013.
- Raspé, O. & Jacquemart, A.-L. 1998. Allozyme diversity and genetic structure of European populations of *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae: Maloideae). *Heredity* 81: 537–545.
- Rusanen, M. 1998. European gene conservation strategy for Noble Hardwoods in the long term: *Acer platanoides* and *Acer pseudoplatanus*. Teoksessa: Turok, J., Collin, E., Demesure, B., Eriksson, G., Kleinschmit, J., Rusanen, M. ym. (toim.). EUFORGEN Noble Hardwoods Network, second meeting, Lourizán, Spain. IPGRI, Rome. s. 39–47.
- , Vakkari, P. & Blom, A. 2000. Evaluation of the Finnish gene-conservation strategy for Norway maple (*Acer platanoides* L.) in the light of allozyme variation. *Forest Genetics* 7 (3): 155–165.
- Turok, J., Eriksson, G., Kleinschmit, J. & Canger, S. 1996. EUFORGEN Noble Hardwoods Network. Report of the first meeting, 24–27 March 1996, Escherode, Germany. IPGRI, Rome.
- Villani, F., Pigliucci, M., Benedettelli, S. & Cherubini, M. 1991. Genetic differentiation among Turkish chestnut (*Castanea sativa* Mill) populations. *Heredity* 66: 131–136.
- Young, A., Boyle, T. & Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11 (10): 413–418.
- Young, A.G., Merriam, H.G. & Warwick, I. 1993. The effects of forest fragmentation on genetic variation in *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) populations. *Heredity* 71 : 277–289

8 Koivujen risteytyvyyden edellytykset

Alpo Luomajoki

Johdanto

Monimuotoisuuden ensimmäisenä tasona pidetään lajin eri yksilöiden välillä ilmenevää erilaisuutta. Tämä vaihtelu johtuu joko erilaisista perintötekijöistä tai erilaisesta ympäristöstä. Kun perintötekijöistä johtuvat erot kasvavat lajin kahden eri kannan välillä niin suuriksi, etteivät populaatioiden yksilöt enää kykene lisääntymään keskenään, on laji jakaantunut kahdeksi uudeksi lajiksi. Yksikin ominaisuus voi pitää lajit erillään. Tietyissä oloissa, joissa tämä ominaisuus poistuu, lajit saattavat kuitenkin uudelleen risteytyä keskenään.

Saman suvun eri puulajien risteytyminen keskenään on melko yleistä. Sitä tapahtuu lajirikkailla alueilla kuten Pohjois-Amerikassa, jossa samassa suvussa on useita lajeja. Suomessa luontaisia havupuulajeja on vain yksi kussakin suvussa, joten havupuuristeyvät eivät ole meillä mahdollisia. Suomen lajikäyhyys johtunee monien jääkausien aikaansaamasta lajin sukupuuttoon kuolemisesta ja ilmaston ankaruudesta. Monilajisissa lehtipuusuvuissa lajin väliset risteymät ovat Suomessakin mahdollisia.

Jotta eri puulajit voisivat luonnossa risteytyä, niiden tulee olla riittävän samankaltaisia (esim. Mikkola 1970). Risteytymisen edellytys on, että puiden kukkimisajat ovat riittävän lähekkäisiä – mieluiten niiden on oltava aivan samanaikaisia. Joissakin tapauksissa puulajien kukkimisen samanaikaisuus on pysyvä ilmiö, toisissa tapauksissa samanaikaisuus on satunnaista olosuhteiden vaih-

dellessa vuodesta toiseen. Jälkimmäisessä tapauksessa noiden puulajien kukinnan säätelyn välillä täytyy olla ekofysiologisia eroja.

Maaston korkeuserot voivat lähentää populaatioiden tai lajien kukkimisaikoja ajallisesti tai sitten loitontaa niitä toisistaan. Siitepölyn kaukokulkeutuminen voi niinikään supistaa tai suurentaa kehitysvaihe-eroja, kun siitepölyä kulkeutuu eteläisemmille tai pohjoisemmille alueille, joilla samojen lajien kehitys on eri vaiheessa kuin siitepölyn lähtöpopulaatioissa.

Yleensä eri puulajit kukkivat Suomessa eri aikoina, mutta samanaikaistakin kukkimista esiintyy – yleensä lähisuksilla lajeilla. Tiettyihin lehtipuusukuihin (koivut, lepät) on kehittynyt ns. interspesifinen inkompatibiliteetti eli lajien välinen yhteensopimattomuus, joka estää siiteputken kasvun ja siten myös hedelmöityksen tehokkaasti. Inkompatibiliteetti on harvoin aivan täydellinen, ja risteymiä voi syntyä ainakin toiseen suuntaan (siitepöly tulee toiselta lajilta ja helmöitys tapahtuu toisessa lajissa), vaikka molemminpuolinen risteymä ei onnistuisikaan (Stern 1963, Hagman 1970, 1971, Kallio ym. 1983).

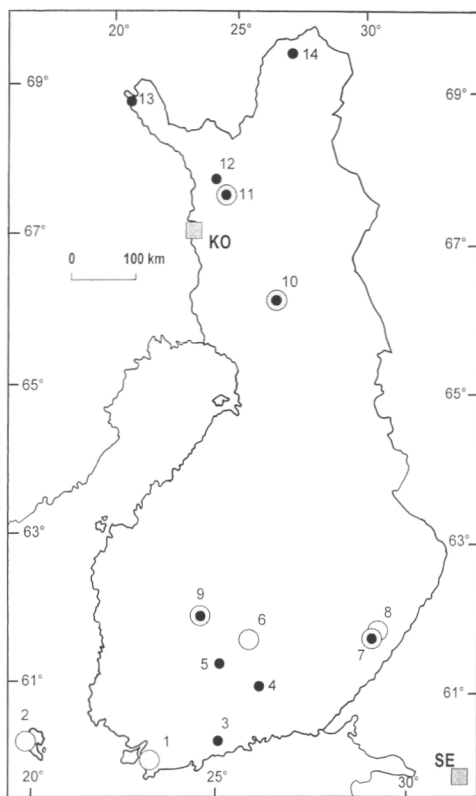
Havupuista pihdat (*Abies* Miller) kukkivat jokseenkin samanaikaisesti (nimitys etupäässä Suomen puukasvion (Hämet-Ahti ym. 1992) mukaan). Suomessa ne ovat kaikki vierasperäisiä, ja milloin eri pihdalajeja on istutettu lähekkäin, hybriditaimia ilmaantuu metsikköihin. Mitään olennaisia risteytymisen esteitä ei pihdoilla olekaan. Hieman samantapainen tilanne on lehtikuusilla (*Larix* Miller), jotka kukkivat samanaikaisesti (Saarnijoki 1942, Lähde ym.

1984). Vaikka Aasian mantereisimpiin ilmastoihin sopeutuneiden lehtikuusien siitepölymeioosi usein meidän ilmastossamme päättyy siitepölyn kantasolujen paleltumiseen (Eriksson 1968, Luomajoki 1977), tällaisissakin metsiköissä muodostuu usein siementä (Luomajoki 1996), joista joskus tulee elinkelpoisia taimia. Syynä täytyy silloin olla naapurimetsikössä valmistunut toisen lehtikuusilajin siitepöly ja sen kulkeutuminen naapurin puolelle.

Koivut risteytyvät Lapissa helpommin

Lehtipuilla risteytymistilanne on kokonaan toisenlainen kuin havupuilla. Suomessa on kaksi kotimaista, risteytymiskelpoisia lajeja sisältävää puusukua: leppä (*Alnus* Miller) ja koivu (*Betula* L.). Toisaalta kummassakin suvussa esiintyy lajien välistä yhteensopimattomuutta itse-pölytysinkompatibiliteetin ohella (Hagman 1970, 1971). On erityisen merkittävää, että koivuilla alhainen lämpötila vähentää inkompatibiliteettiä ainakin toiseen suuntaan risteytettäessä – hieskoivun toimiessa pölyttäjänä – vaikka toisensuuntainen risteymä pysyisikin edelleen hyvin epätodennäköisenä. Muunmuassa tästä syystä Pohjois-Suomessa on erityisen otolliset olosuhteet koivujen risteytymiselle. Edellytyksenä on vain samanaikainen tai lähes samanaikainen kukkiminen.

Koivujen kukkiminen eri paikkakunnilla (kuva 1) on yleensä runsasta mutta eri vuosina jaksottomasti vaihtelevaa. Kukkimattomia vuosia jaksolla 1963–1973 esiintyi vain pohjoisimmassa Suomessa (Luomajoki 1999). Mitatut siitepölykertymät olivat koko Lapissa keskimäärin alle puolet eteläisimmän Suomen kertymistä (kuva 2). Lapinkin siitepöly-

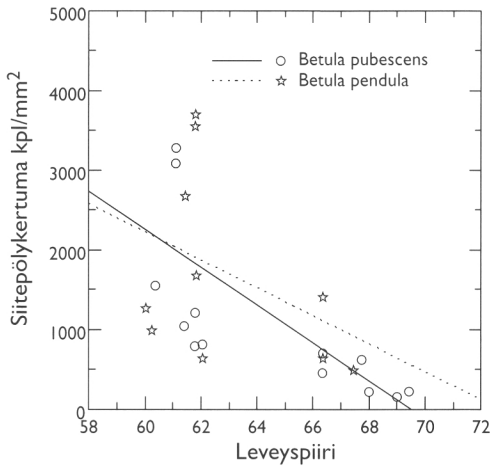


Kuva 1. Tutkimusmetsiköiden sijainti. Kullakin paikkakunnalla tutkittiin yhdestä kolmeen koealaan raudus- tai hieskoivusta tai molemmista lajeista. Paikkakunnat olivat etelästä pohjoiseen: 1. Bromarv, 2. Hammarland, 3. Tuusula, 4. Heinola, 5. Padasjoki, 6. Hartola, 7. Punkaharju, 8. Kerimäki, 9. Vilppula, 10. Rovaniemi, 11. ja 12. Kittilä, 13. Enontekiö ja 14. Utsjoki. Paikkakunnat, joilla tutkittiin rauduskoivua on merkitty pilkutelulla ympyrällä ja ne, joilla tutkittiin hieskoivua mustalla pisteellä.

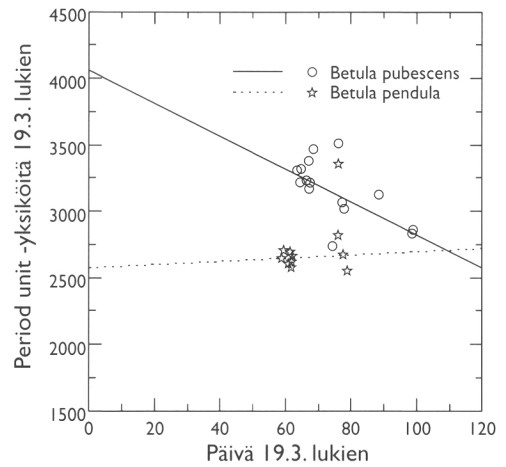
määrät olivat useimmiten täysin riittävät siemenelliseen lisääntymiseen (Koski ja Tallqvist 1978).

Suurista siitepölymääristä on se seuraus, että kaukokulkeutunutta siitepölyä laskeutuu sopivien säiden vallitessa huomattavia määriä jopa satojen kilometrien päässä kukkimispopulaatioista (Hjelmroos 1991, Hjelmroos ja Franzen 1994).

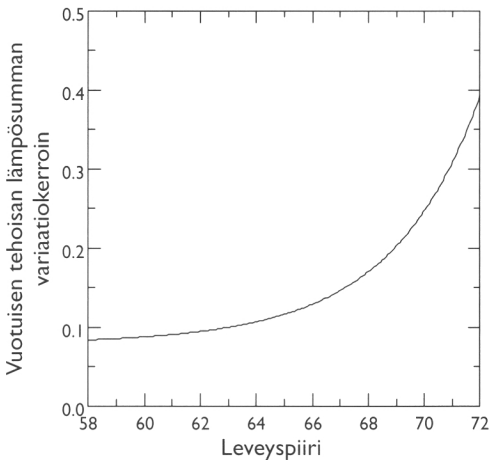
Rauduskoivu (*Betula pendula* Roth)



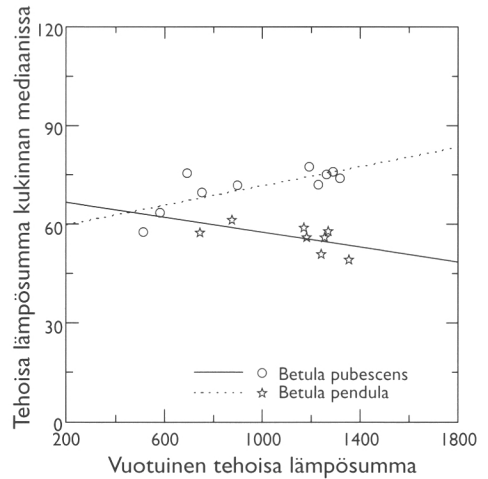
Kuva 2. Koivun siitepölyn kokonaistakertumat suhteessa koealan leveyspiiriin vuosina 1963–1973. Rauduskoivun yhtälö: $y = 12800,1 - 176,318x$ ($R^2 = 0,055$); hieskoivun yhtälö: $y = 16519,1 - 237,690x$ ($R^2 = 0,418$), yksi poikkeava arvo (Luomajoki 1999).



Kuva 4. Lämpösummakertymät (period unit) rauduskoivun ja hieskoivun kukinnan puolivälissä (Sarvas 1972) kukkimispäivään nähden. Rauduskoivulla on vaihtelua vain kukkimispäivän suuntaan; hieskoivulla sekä lämpösumman että kukkimispäivän suuntiin. Hieskoivun regressiosuoran kulmakerroin on merkitsevä, rauduskoivun ei (Luomajoki 1999).



Kuva 3. Vuotuisen tehoisan lämpösumman variaatiokerroin (v. 1951–80) koivukoealoilla leveyspiiriin nähden. Perustuu Ojansuun ja Henttosen (1983) tiedostoon. Yhtälö: $y = 0,07815 + e^{-12,56349 + 0,00222x^2}$ (Luomajoki 1999).



Kuva 5. Tehoisa lämpösumma kukinnan puolivälissä koealan vuotuisen tehoisan lämpösummaan nähden. Rauduskoivun yhtälö: $y = 69,028 - 0,011x$ ($R^2 = 0,241$); ($p = 0,123$) ja hieskoivun yhtälö: $y = 56,906 + 0,015x$ ($R^2 = 0,514$); ($p = 0,012$), kaksi poikkeavaa arvoa (Luomajoki 1999).

kukkii aikaisemmin kuin hieskoivu (*B. pubescens* Ehrh.): ero on Etelä-Suomessa noin kuusi päivää (Sarvas 1952, Luomajoki 1999), jos verrataan siitepölykeritymien keskiarvokohtia (Luomajoki 1999). Kun tarkastellaan suurimpia mitattuja päivittäisiä siitepölytakertumia, ero on hiukan suurempikin: suurin takeruma on rauduskoivulla keskimäärin 0,67 vrk aiemmin kuin siitepölyjakau-
man keskikohta, kun taas hieskoivulla vastaava ero on vain 0,15 vrk (Luomajoki 1999). Suurimmalla siitepölylaskeumalla voi olla kukkimisbiologista merkitystä. Siksi voitaisiin yhtä hyvin sanoa, että näiden kahden koivulajin kukkimisaikojen ero on Etelä-Suomessa 6–7 päivää.

Kukkimisaikojen vuosien välinen hajonta, etenkin hieskoivulla, on Pohjois-Suomessa suurempi kuin Etelä-Suomessa vaihtelevamman ilmaston (kuva 3) ja koivulajien toisistaan poikkeavan ekofysiologian vuoksi (Luomajoki 1999). Hieskoivun kehitys on herkempi lämpötilojen vaihtelulle, ja kukkimisen vaatima lämpösumma pienenee pohjoiseen päin mentäessä hajonnan kuitenkin kasvaessa. Rauduskoivulla tällaista etelä-pohjoissuuntaista lämpösummakorrelaatiota ei ole (taulukko 1, kuvat 4 ja 5). Rauduskoivu noudattaa samaa kukkimispäivää kullakin leveysasteella läheisemmin kuin hieskoivu, vaikka lämpösummallakin on luonnollisesti merkitystä. Pohjoista kohti kasvavan hajonnan

Taulukko 1. Hedekukkimisen keskikohdan ja maantieteellisen leveyden korrelaatiot. (Merkitsevyystasot: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$).

Puulaji	Tutkimus- metsiköitä	Tekijä laskettuna Period unit ¹ -summa	Tehoisa lämpö- summa	Kukkimis- päivä	Lähde
<i>Betula pendula</i>	70	0,116	0,293*	0,899***	Luomajoki 1999
<i>Picea abies</i>	70	-0,245*	-0,172	0,900***	Luomajoki 1993b
<i>B. pubescens</i>	93	-0,432***	-0,231*	0,861***	Luomajoki 1999
<i>Pinus sylvestris</i>	153	-0,584***	-0,491***	0,807***	Luomajoki 1993a

¹ Ks. Sarvas (1972)

Taulukko 2. Raudus ja hieskoivun kukkimisen samanaikaisuus vuosina 1963–73 (Luomajoki 1999).

Paikkakunta (leveysaste)	Koealojen lukumäärä	Yhteiset kukkimis- vuodet	Hedekukkimisen puoliväli samana päivänä	viereisenä päivänä
Punkaharju (61° 48')	5	7	–	–
	4	2	–	1966 (2x), -72
	3	1	–	
Vilppula (62° 03')	2	5		
Rovaniemi (66° 21')	4	7	1967 (2x), -69 (2x), -70, -71 (2x), -72 (2x), -73 (4x)	1967, -69, -70 (2x), -71 (2x)
	3	2	–	1964 (2x), -65
Kittilä, Sätkenä (67° 44')	2	4	–	1964, -69

vuoksi hies- ja rauduskoivun kukkimispäivät sattuvat samalle päivälle huomattavasti useammin pohjoisessa kuin etelässä (Luomajoki 1999). Neljästä paikakunnasta sattui seitsemän vuoden tutkimusaikana näille kahdelle lajille yhteinen kukkimispäivä vain Rovaniemen neljällä koealalla – ja siellä yhteensä 13 kertaa (taulukko 2). Punkaharjulla havaittiin samana aikana viidellä koealalla viereisille päiville sattunut kukkiminen kolme kertaa. Kittilän kahdella koealalla havaittiin vastaavasti neljän vuoden aikana viereisille päiville sattunut kukinta kaksi kertaa. Minimaalinen kukinta – etenkin Kittilän hieskoivikossa – aiheutti sen, että havaintojen teko ei ollut mahdollista kolmena vuotena. Tutkimusvuodet eivät näin ollen ole aivan vertailukelpoisia kaikilla koealoilla.

Alhainen lämpötila parantaa huomattavasti koivujen risteytymisen mahdollisuutta, koska inkompatibiliteetti on vähemmän ehdoton alhaisissa lämpötiloissa (Stern 1963, Hagman 1971). Pohjois-Suomessa myös vaivaiskoivu (*Betula nana* L.) risteytyy sekä hies- että rauduskoivun kanssa. Vaivaiskoivun risteytymisen hieskoivun ja sen alalajin tunturikoivun kanssa on todennäköisempää jo lajien levinneisyydenkin takia. Rauduskoivu on harvinainen Kittilän pohjoispuolella.

Koivulajit muuttuvat

Koivulajien risteytyminen on erityisen merkittävää siksi, että hies- tai tunturikoivun ja vaivaiskoivun risteymä on yleensä lisääntymiskykyinen ja voi takaisinristeytyä hieskoivun kanssa (Vaarama ja Valanne 1973). Jatkuva takaisinristeytyminen eli ns. introgressio mahdollistaa toistuvan, yhdensuuntaisen geenivirran (esim. Stebbins 1951), tässä

tapauksessa vaivaiskoivusta hieskoivuun. Tällaisella kehityskululla on ollut suuri merkitys tunturikoivikoiden ulkonäköön ja mitä ilmeisimmin myös niiden ekofysiologiaan. Näin arvellaan mm. tunturikoivun väriaineiden (ruskavärit), rönsyjen muodostamiskyvyn, silmujen nopean kehityksen ja erikoisen rungonmuodonkin saaneen alkunsa (Vaarama ja Valanne 1973). Introgressio on tässä tapauksessa lisännyt geneettistä monimuotoisuutta suuresti.

Pohjois-Suomessa risteytyvyyttä edistäviin tekijöihin kuuluvat myös maaston korkeussuhteet. Metsiköiden erilainen sijainti korkeussuunnassa erottaa saman lajin metsiköitä kukkimisbiologiin vyöhykkeisiin (Schuster ym. 1989). Korkeuserot voivat myös yhdistää eri lajeja siten, että muutoin eri aikaan kukkivat lajit kukkivat eri korkeusvyöhykkeissä samanaikaisesti. Eri korkeusvyöhykkeethän voivat sijaita lähellä toisiaan.

Vaivaiskoivun kukkimisen ajoitusta ei ole tutkittu tarkasti. Vaikuttaa kuitenkin siltä, että korkeuserot edistävät hies- tai tunturikoivun ja vaivaiskoivun hybridisaatiota. Skotlannissa tehdyssä risteytyvyys- ja takaisinristeityvyydestutkimuksessa vaivaiskoivuesiintymät ilmeisesti sijaitsivat hieskoivuesiintymien yläpuoleisessa maastossa (Kenworthy ym. 1972). Korkeuseroilla on luultavasti vaikutusta risteytymiseen myös Pohjois-Suomessa (Luomajoki 1999). Vaivaiskoivun kasvutavasta johtuu, että senukat ovat maan läheisessä ilmakerroksessa, joka on auringonpaisteella lämmin. Tämän vuoksi vaivaiskoivu kukkii suhteellisesti aikaisemmin kuin vieressä kasvava puumainen hieskoivu. Voi olla niinkin, että korkeuserot vain tasoittavat kasvutavasta ja lämpöoloista johtuvat kehitysvaihe-erot.

Yhteensopivuuteen liittyvistä syistä

hieskoivu toimii melkein aina isänä hybrideille sekä rauduskoivun (Stern 1963, Hagman 1971) että vaivaiskoivun (Kallio ym. 1983) kanssa. Hieskoivun ja vaivaiskoivun risteytymät ovat triploideja ($2n = 42$) kun isähieskoivu on tetraploidi ($2n = 56$) ja vaivaiskoivu diploidi ($2n = 28$) (Kenworthy ym. 1972, Vaarama ja Valanne 1973). Harvinaisemmassa rauduskoivun ($2n = 28$) ja vaivaiskoivun risteymässä samanlaista sukupuolten välistä eroa ei ole todettu (Kallio ym. 1983).

Hieskoivun ja vaivaiskoivun risteytyvyys ja siitä lähtevä jatkuva takaisinristeytyminen ei rajoitu Lappiin. Suomessa näitä hybridejä on tavattu pitkin länsirajaa aina Simoon asti etelässä (katso: Vaarama ja Valanne 1973). Mainittua risteymää on tavattu Skotlannin lisäksi myös Islannissa (Elkington 1968). Kromosomisuhteiltaan ja takaisinristeytyvyydeltään samantapainen hybridi, *Betula pubescens* x *B. glandulosa* Michx. esiintyy mm. Grönlannissa (Sulkinoja 1990). Viimeksi mainittu varpumainen koivulaji muistuttaa suuresti vaivaiskoivua. Vaivaiskoivukin kasvaa Grönlannissa, mutta se kasvaa enimmäkseen *B. glandulosa* -lajia pohjoisemmilla alueilla. Silti nämäkin lajit risteytyvät (Fredskild 1991), ja epäilemättä takaisinristeytyminen muokkaa risteymää.

Alaskassa esiintyy niinikään hybridisaatiota puumaisten ja varpumaisten koivuvanhempien välillä. Alaskassa risteytyvät paperikoivu (*Betula papyrifera* Marsh.) ja vaivaiskoivu; amerikkalainen *B. glandulosa* risteytyy siellä myös paperikoivun kanssa (Viereck ja Little 1972).

Kallio ym. (1983) pitävätkin subarktista aluetta takaisinristeytymisen ja vähentyneen yhteensopimattomuuden ansiosta eräänlaisena uusien koivulajien

kehittymiskeskuksena. Tälle käsitykselle on hyviä perusteita, koska Siperiastakin tunnetaan vastaavanlaatuisia risteytymisesimerkkejä (katso: Kallio ym. 1983). – Toisenlainen tapaus tunnetaan niinkin etelästä kuin Minnesotasta, missä Clausen (1962) tutki takaisinristeytymistä paperikoivun ja *Betula pumila* var. *glandulifera* -lajin välillä. Clausen tuli siihen tulokseen, että hybridisaatio lisääntyi näiden lajien välillä etelään päin mentäessä.

Siitepölyn tunnistamisvaikeuksien vuoksi koivulajiemme historiaa ei täydellä varmuudella tunneta. Tunturikoivun siitepöly on Mäkelän (1996) mukaan kuitenkin hiukan kookkaampaa kuin tavallisen hieskoivun siitepöly. Mäkelä (1998) tuli siihen tulokseen, että tunturikoivun pöly ilmestyi sedimentteihin Inarissa vasta noin 3700 vuotta sitten. On kuitenkin vaikeata uskoa, että tunturikoivu olisi alalajina noin nuori. Voi olla, että tunturikoivun kaltainen alalaji on polyfyleettinen eli syntynyt monta kertaa (Sulkinoja ym. 1981). Tutkimatta on miten *B. callosa* Lindq. -nimellä tunnettu tunturikoivun muoto mahtaisi sopia kokonaisuuteen, vai onko se kenties toista alkuperää, ja olisiko sillä kenties erilainen refugiohistoria.

Puulajien suvullisessa lisääntymisessä näkyy niiden ekofysiologinen herkkyys ja sopeutumiskyky. Nämä tekijät voivat joissain tapauksissa eristää lajit alueellisesti toisistaan ja taas hiukan uudenlaisissa olosuhteissa luoda edellytykset risteytymiselle ja edelleen takaisinristeytymisen kautta geenivirralle, joka muokkaa uusia lajeja. Tällainen kehitys luo geneettistä monimuotoisuutta ja edesauttaa puulajien sopeutumista mitä tehokkaimmin.

Kirjallisuusluettelo

- Clausen, K.E. 1962. Introgressive hybridization between two Minnesota birches. *Silvae Genetica* 11–5(6): 142–150.
- Elkington, T.T. 1968. Introgressive hybridization between *Betula nana* L. and *B. pubescens* Ehrh. in North-West Iceland. *New Phytologist* 67: 109–118.
- Eriksson, G. 1968. Temperature response of pollen mother cells in *Larix* and its importance for pollen formation. *Studia Forestalia Suecica* 63: 1–131.
- Fredskild, B. 1991. The genus *Betula* in Greenland – Holocene history, present distribution and synecology. *Nordic Journal of Botany* 11: 393(412).
- Hagman, M. 1970. Observations on the incompatibility in *Alnus*. Proceedings IUFRO section 22 working group. Sexual reproduction of forest trees I. Varparanta, Finland. 19 s.
- 1971. On self- and cross-incompatibility shown by *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 73(6). 125 s.
- Hjelmroos, M. 1991. Evidence of long-distance transport of *Betula* pollen. *Grana* 30: 215–228.
- & Franzen, L.G. 1994. Implications of recent long-distance pollen transport events for the interpretation of fossil pollen records in Fennoscandia. Review of Palaeobotany and Palynology 82: 175–189.
- Hämet-Ahti, L., Palmén, A., Alanko, P. & Tigerstedt, P.M.A. 1992. Woody flora of Finland. Publications of the Dendrological Society 6. 373 s.
- Kallio, P., Niemi, S., Sulkinoja, M. & Valanne, T. 1983. The Fennoscandian birch and its evolution in the marginal forest zone. Tree-Line Ecology. Proceedings of the Northern Québec Tree-Line Conference. Collection Nordicana 47: 101–110.
- Kenworthy, J.B., Aston, D. & Bucknall, S. A. 1972. A study of hybrids between *Betula pubescens* Ehrh. and *Betula nana* L. from Sutherland – an integrated approach. Transactions of botanical society of Edinburgh 42: 517–539.
- Koski, V. & Tallqvist, R. 1978. Tuloksia monivuotisista kukinnan ja siemensadon määrän mittauksista metsäpuilla. *Folia Forestalia* 364. 60 s.
- Luomajoki, A. 1977. Effects of temperature on spermatophyte male meiosis. *Hereditas* 85: 33–48.
- 1993a. Climatic adaptation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Finland based on male flowering phenology. *Acta Forestalia Fennica* 237. 27 s.
- 1993b. Climatic adaptation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) in Finland based on male flowering phenology. *Acta Forestalia Fennica* 242. 28 s.
- 1996. Adaptation of microsporogenesis of exotic conifers in Finland. *Forest Genetics* 3(3): 153–160.
- 1999. Differences in the climatic adaptation of silver birch (*Betula pendula*) and downy birch (*B. pubescens*) in Finland based on male flowering phenology. *Acta Forestalia Fennica* 263. 35 s.
- Lähde, E., Werren, M., Etholen, K. & Silander, V. 1984. Ulkomaisten havupuulajien varttuneista viljelmistä Suomessa. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 125. 87 s.
- Mikkola, L. 1970. Kuusilajien risteytyvyydestä. *Silva Fennica* 4(4): 291–300.
- Mäkelä, E. 1996. Size distributions between *Betula* pollen types – a review. *Grana* 35: 248–256.
- 1998. The Holocene history of *Betula* at lake Iilompolo, Inari Lapland, northeastern Finland. *Holocene* 8(1): 55–67.
- Ojansuu, R. & Henttonen, H. 1983. Kuukauden keskilämpötilan, lämpösumman ja sademäärän paikallisten arvojen johtaminen ilmatieteen laitoksen mittaustiedoista. *Silva Fennica* 17(2): 143–160.
- Saarnijoki, S. 1942. *Larix decidua* x *sibirica*, ein neuer Lärchenbastard. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 31(1). 30 s.
- Sarvas, R. 1952. On the flowering of birch and the quality of seed crop. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 40(7). 38 s.

- 1972. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 76(3). 110 s.
- Schuster, W.S., Alles, D.L. & Mitton, J.B. 1989. Gene flow in Limber pine: Evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational transect. *American Journal of Botany* 76(9): 1395–1403.
- Stebbins, G.L. 1951. Variation and evolution in plants. Columbia University Press, New York. 643 s.
- Stern, K. 1963. Über einige Kreuzungsversuche zur Frage des Vorkommens von Arthybriden *Betula verrucosa* x *B. pubescens*. *Deutsche Baumschule* 15(1): 1–11.
- Sulkinoja, M. 1990. Hybridization, introgression and taxonomy of the Mountain birch in SW Greenland compared with related results from Iceland and Finnish Lapland. *Meddelelser om Grønland, Bioscience* 33: 21–29.
- , Inki, M. & Valanne, T. 1981. Lapin koi-vulajien ja niiden hybridien tutkimuksesta. *Luonnon Tutkija* 85: 111–116.
- Vaarama, A. & Valanne, T. 1973. On the taxonomy, biology and origin of *Betula tortuosa* Ledeb. Reports from Kevo Subarctic Research Station 10: 70(84).
- Viereck, L.A. & Little, Jr., E.L. 1972. Alaska trees and shrubs. United States Department of Agriculture, Forest Service. Agriculture Handbook no. 410. Washington, D.C. 265 p.

9 Koivun geneettinen diversiteetti ja tuhonkestävyys

Matti Rousi

Johdanto

Puiden välinen perinnöllinen vaihtelu on tärkeä osa biodiversiteettiä. Rauduskoivulla tutkitaan metsikön puiden välisiä eroja niiden kukkimisen määrässä, kukkimisen ajoittumisessa, lehtien kasvuunlähdessä, lehtien kemiallisessa vaihtelussa ja sekä lehtien että versojen tuholaiskestävyydessä. Koivujen kukkimis-, kasvu-, kilpailukyky- ja kestävyysominaisuudet vaikuttavat toisiinsa, ja näillä riippuvuussuhteilla on suuri käytännön merkitys, mutta vaikeasti tutkittavina ne tunnetaan toistaiseksi huonosti. Eräänä pyrkimyksenä on tutkia koivikoittemme mahdollisuuksia sopeutua nopeisiin ilmaston muutoksiin. Tutkimus pyrkii myös arvioimaan käytännön metsänuudistamisen vaikutuksia: johtaaako luontainen uudistaminen sittenkään perinnöllisesti monimuotoisempiin koivikoihin kuin istutus tai metsänkylvö. Suuri osa tämän artikkelin tuloksista pohjautuu Suomen Akatemian rahoittaman biodiversiteettitutkimuksen (FIBRE) yhteydessä saamiimme, vielä osin julkaisemattomiin, tuloksiin.

Kasvuun lähtö vaihtelee vuosittain

Koivikon lehtiminen on suomalaisille perinteisen tärkeä signaali kevään saapumisesta. Koivikoitten vihertymisen aika

vaihtelee vuosien välillä hyvin paljon: pitkät aikasarjat ovat osoittaneet, että poikkeuksellisen lämpiminä keväinä lehdet ovat puhjenneet Helsingin seudulla jo huhtikuun 24. päivänä (vuonna 1921). Myöhemmin havainnointi lehtimisestä on kesäkuun 16. päivästä (v. 1867). Vuosien välillä vaihtelua on siis ollut yli seitsemän viikkoa (Sarvas 1952).

Punkaharjulaisessa rauduskoivikossa suoritettujen yksityiskohtaiset mittaukset osoittavat, että myös metsikön puiden välillä lehtimisen erot ovat joinain vuosina yllättävänkin suuret. Kolmenkymmenen rauduksen latvuksesta, noin 10 metrin korkeudesta, on neljän vuoden aikana päivittäin tarkastettu yhteensä 600 silmun avautuminen. Näinkin lyhyenä ajanjaksona on ollut helppo havaita vuosien ja myös puiden välisen vaihtelun suuruus. Vuoden 1999 keväällä aikaisimman ja myöhemmän rauduksen silmujen puhkeamisessa oli 30 päivän ero. Vuonna 2000 kaikki kolmekymmentä koivua aloittivat kasvunsa samana päivänä.

Perinnöllisen vaihtelun laajuuden arviointiin voidaan päästä käsiksi vain huolellisesti suunniteltujen kokeiden avulla. Metsikön sisäistä vaihtelua selvittävät kenttäkokeet ovat niin nuoria, että lopullisia päätelmiä perinnöllisen vaihtelun suuruudesta ei vielä voida tehdä. Alustavat tulokset kuitenkin osoittavat, että tasalaatuiseltakin vaikuttavalla kasvupaikalla ympäristön vaikutus on huomattava. Tulokset osoittavat myös, että koivun silmujen puhkeamisen ajankohta riippuu suoraan keväällä kertyvästä lämpösummasta (d.d. eli vuorokausi-

en keskilämpötilojen summa + 5°C ylitävin osin), kuitenkin niin, että eri puuyksilöt tarvitsevat erisuuruisen lämpösumman. Jos kevät lämpenee nopeasti, kuten vuoden 2000 pääsiäisenä, niin eri koivujen silmut puhkeavat yhtä aikaa. Joinain keväinä lämpötila viilenee juuri siihen aikaan, kun herkimvät puuyksilöt lähtevät kasvuun, ja suurempaa lämpösummaa vaativat koivut odottavat, kunnes lämpösumma kertyy riittävästi. Keskimääräinen lämpösummavaatimus rauduskoivun silmun puhkeamiselle on noin 30 d.d. yksikköä (kynnsarvolla +5°C).

Voidaanko näistä tuloksista päätellä koivikoittemme herkkyyttä nopeille ilmaston muutoksille?

Laaja perinnöllinen vaihtelu antaa mahdollisuuden sopeutumiseen. Tietokone-mallien antamat ennustukset viittaavat siihen, että kevään lämpötilojen vaihtelu lisääntyy, ja kasvukauden alkuun saattaa sattua hyvinkin kylmiä sääjaksoja. Lämpenevä ilmasto voi siis aiheuttaa aikaisin kasvuun lähteviin puihin lehti- ja versovaurioita. Tällöin ilmeisesti hyötyvät ne koivut, jotka vaativat tavallista enemmän lämpöä aloittaakseen kasvunsa. Yleensä puiden eteläiset alkuperät vaativat enemmän lämpöä kasvun aloittamiseen kuin pohjoiset lajikumppaninsa. Näin ollen eteläisen perintöaineksen lisääntyminen metsissämme voisi lisätä sopeutumis-mahdollisuuksia.

Kukinta vaihtelee

Rauduksen runsas kukinta toistuu kahden tai kolmen vuoden välein. Joinain vuosina kukinta ja siementuotanto tunnetaan tuhlailavan runsaalta. Suurimmat mitatut siemensadot ovat olleet keskimäärin jopa 140 000 siementä neliömetrillä. Huonoina vuosina koivikon sisältä mitattu siemenmäärä neliömetrillä on tu-

hannen siemen luokkaa (Koski ja Tallqvist 1978)

Monimuotoisuuden kannalta on tärkeä, että siemenen tuotantoon osallistuu riittävästi puita. Eri koivupuiden välinen risteytyminen edellyttää, että ne kukkivat samaan aikaan, ja toisaalta sen, että emikukinto ja siitepöly sopivat kemiallisesti yhteen.

Mikäli kevät on viileä, koivun emikukinnot voivat vastaanottaa siitepölyä hyvin pitkä ajanjakson. Vuonna 1999 joidenkin puiden emikukat olivat vastaanottavassa tilassa miltei kuukauden pituisen jakson. Erään tutkitun puun emit avautuivat huhtikuun 28. päivä. Saman puun heteistä siitepöly irtosi vasta noin kuukauden kuluttua, 23. päivä toukokuuta; emikukinnot sulkeutuivat kaksi päivää tämän jälkeen. Samana vuonna eräistä puista irtosi siitepölyä jo 3. päivä toukokuuta. Nämä puut jatkoivat siitepölyn levittämistä miltei kolme viikkoa. Vuonna 1998 emit olivat auki yleensä vain vähän yli viikon jakson, ja metsikön sisällä siitepölyä levisi vain kahden päivän aikana (11. ja 12. päivä toukokuuta). Vaikka kukinnan ajoittumisessa on puiden ja vuosien välillä huomattavaa vaihtelua, näyttää kuitenkin siltä, että suurimmalla osalla metsikön puita hede- ja emikukinta osuu riittävän hyvin päällekkäin. Näyttää myös siltä, että emit sulkeutuvat melko nopeasti sen jälkeen, kun pääosa metsikön siitepölystä on lentänyt.

Rauduskoivun siitepöly on hyvin kevyttä (esimerkiksi hieksen pöly on kaksi kertaa ja kuusen jopa yli kymmenen kertaa painavampaa) ja leviää ilmapirtausten mukana hyvin tehokkaasti. Koivut siis kukkivat kevään ensimmäisten lämpöaaltojen aikaan. Lämmin ilma virtaa yleensä etelästä, ja on arveltu, että eteläisten ilmapirtausten mukana kulkeutuu eteläistä siitepölyä, jonka ansiosta koi-

vikkojemme muuntelevuus lisääntyy. Toisaalta keveydestä johtuen koivun siitepöly on altis kuivumaan. Siitepölyn kaukokulkeumaa voi melko helposti arvioida, mutta kaukaa kulkeutuneen siitepölyn itävyyden arviointi on hankalaa.

Koivujen kukinta on siis parhaimmillaan erittäin runsas. Vuosina 1998 ja 1999 tutkimusmetsikön puista laskettiin kukkien ja silmujen määrät neljästä eri latvuserroksen satunnaisesta oksasta. Runsaana kukintavuonna 1998 kahden puun oksissa oli molemmissa yli 800 hedekukkaa, neljässä puussa kukkia ei ollut lainkaan. Vuonna 1999 hedekukkien määrä oli alle kymmenesosa edellisvuoden määrästä. Kun tähän vielä lisätään vuosien 2000 ja 2001 havainnot voidaan todeta, että metsikössä on puita, jotka eivät juuri lainkaan vaikuta siemensadon geneettiseen monimuotoisuuteen. Pääosa siemensadosta ja siitepölystä näyttää olevan peräisin muutamasta puusta (vuonna 1998 kahdessa puussa oli 30 % tutkimuspuiden heteistä ja vuonna 2000 kolmessa puussa 40 % heteistä).

Saman tutkimusmetsikön runsaimmin kukkivan puun neljässä oksassa oli vuonna 1998 yhteensä 44 067 silmua. Samoissa oksissa oli yhteensä 6839 hedekukkaa ja 5468 emiä. On esitetty, että koivut saattavat joskus kukkia jopa niin runsaasti, että osa oksista menehtyy, kun kaikki ravinteet ohjautuvat kukkiin ja kehittyviin siemeniin (Gross 1972). Näin runsasta ei rauduksen kukinnan tiedetä koskaan olleen. Mutta kun hede- ja emikukkien yhteismäärä suhteessa kasvusilmujen määrän voi olla huomattavan suuri, on mahdollista, että yhteyttämistuotteiden käyttäminen kukintaan alentaa kasvin kasvua tai heikentää kestävyttä. Toisaalta juuri runsas kukinta mahdollistaa perintötekijöiden tehokkaan leviämisen ja sitä kautta jatkuvan sopeutumisen muuttuvaan ilmastoon.

Koivunlehtien haitta-aineet

Kemiallisesti eri rauduskoivujen lehdet poikkeavat toisistaan huomattavasti. Toisaalta saman yksilön lehtien kemiallisten yhdisteiden määrä poikkeaa eri kasvukausina. 30 tutkimuspuuta voidaan jakaa lehtikemian perusteella neljään eri ryhmään. Kahtena peräkkäisenä vuonna suoritettut kemialliset analyysit osoittivat, että lehtikemiassa on vuosien välillä eroa yhdisteiden määrässä, mutta ei niiden laadussa.

Puiden tunnistamisessa käytetyt yhdisteet ovat olleet flavonoidiglykosideja. Näitä yhdisteitä on mitattu sen vuoksi, että ne saattavat olla tärkeitä puiden hyönteiskestävyyskannalta. Näillä, punaviinissäkin esiintyvillä antioksidanteilla arvellaan olevan myönteisiä vaikutuksia ihmisen terveyteen (McDonald ym. 1998). Näiden yhdisteiden, quersiini- ja myresiini-johdannaisien, pitoisuus nousee yleensä lehtien kehittyessä kasvukauden aikana (Laitinen ym. 2001). Joissain puuyksilöissä näitä yhdisteitä on erityisen runsaasti (Laitinen ym. 2000).

Osa rauduksen lehtien yhdisteistä on mitä ilmeisimmin haitallisia lehtiä syöville hyönteisille. Monen puulajin kohdalla on arvioitu, että useat lehtiä syövät hyönteislajit ovat riippuvaisia siitä, että aivan pienet – ensimmäisen vaiheen – toukat kuoriutuvat samanaikaisesti kuin lehdet puhkeavat. Nopeasti kehittyvä lehti muuttuu pian niin heikoksi ravinnoksi, että aivan pieni toukka ei pysty sitä hyödyntämään. Toisaalta liian aikaisin kuoriutuva hyönteistoukka kuolee nälkään, mikäli lehdet eivät vielä ole puhjenneet (Quiring 1994). Näin ollen puiden eriaikaisuus lehtien avautumisessa aiheuttanee vaikeuksia hyönteisten sopeutumiselle.

Kasvinsyöjät ylläpitävät monimuotoisuutta

Koivikon siemensadon tarkka arviointi on lähes mahdotonta, koska neliömetrille voi parhaimmillaan varista toistastaatuhatta siementä. Tästä luvusta päädytään huikeisiin lukuihin, miljardeihin siemeniin hehtaarille. Koivun siemenen pienuudesta johtuen se sisältää vararavintoa kovin niukasti, 0,15 g eli 4 % männyn vastaavasta arvosta (Sarvas 1948). Vararavinto on voimanlähde, jolla sirkkataimi varmistaa elämänsä ensi-edellytykset. Kevyt koivunsiemen jää helposti pintakasvillisuuden päälle, eikä vararavinto riitä sirkkajuuren kasvattamiseen hedelmälliseen pintamaahan. Vaikka siemensato on valtava, niin kehityskelpoisia taimia näkee vain maastokohdissa, jossa kosteusolosuhteet ovat suotuisat. Siementen kohtalo on pääosin seurausta sattuman julmasta leikistä – useimmat siemenet yksinkertaisesti putoavat paikkaan, jossa niistä ei voi syntyä kehityskelpoisia taimia. Tai ne joutuvat kasvinsyöjien suihin. Mikäli kasvualusta on suosiollinen, saattaa hehtaarille lopulta nousta kymmenientuhansien taimien kasvusto.

Koivuntaimien eloonjääminen ratkeaa pääosin kasvukyvyn ja kestävyysperusteella. Pienet taimet ovat alttiita kovakuoriaisten ja muiden hyönteisten, tuhoshienien sekä myyrien ja jänisten yhdessä ja erikseen aiheuttamille tuhoille. Valopuuna koivun on kasvettava riittävän nopeasti saavuttaakseen vallitsevan aseman kehittyvässä taimikossa. Minkälaiset taimet selviävät tästä kilpailusta voittajina?

Raudustaimen kestävyys jäniksiä vastaan määräytyy paljolti taimen latvasien triterpeenipitoisuuden pohjalta. Rauduksen aiempi latinankielinen nimi

“verrucosa” tarkoittaa nystyistä. Versot muodostavat hartsinystyjä, joissa on runsaasti papyriferihappo-nimistä terpeeniyhdistettä. Tutkimusmetsikkömme 30 puun kloonatuista taimista osa tarjottiin jänikselle maastokokeissa. Kymmenellä tutkimallamme syöttöasemalla jäniksen valinta oli selkeä: jos nystyjä oli paljon, taimia ei syöty. Vähänystyiset taimet kelpaisivat hyvin.

Nystyjen muodostaminen näyttäisi olevan koivulle aineenvaihdunnallisesti kallista. Rauduksemme lähisukulaisella, Alaskan rauduksella (*Betula resinifera*), on tehty laskelmia, että koivu käyttää 307 grammaa glukoosia solukkgogrammaa kohden papyriferihapon muodostukseen (Reichardt ym. 1984). Kuitenkin papyriferihappo muodostaa vain kolmasosan raudusta suojaavista terpeeneistä. Tällaisten laskelmien perusteella on päätelty, että useimmat kasvinsyöjille huonosti kelpaavat taimet eivät voi kasvaa nopeasti.

Kestävyyssyhdisteiden kustannuksia on kuitenkin vaikea arvioida. Hankaluuksiin joudutaan erityisesti silloin, kun pitäisi esittää arvioita siitä, kuinka suuren osan kasvukauden aikana keräämistä yhteyttämistuotteistaan kasvi käyttää elintoimintoihin ja kasvuun ja kuinka paljon sokeriyhdisteitä kasvit varastoivat. Papyriferihapon osalta näyttää siltä, että yleisesti vain nopeakasvuiset raudukset voivat tuottaa runsaasti nystyjä. Kasvunopeus ja jäniskestävyys siis usein yhdistyvät samassa taimessa (Rousi ym. 1991). Jos nämä koivuntaimelle kiistatta hyödylliset ominaisuudet voivat esiintyä samassa yksilössä, niin miksi kaikki taimet eivät sitten ole nopeakasvuisia ja kestäviä. Miksi taimien välillä on niin runsaasti vaihtelua?

Koivun kasvatusta uhkaa monipuolinen tuholaislajisto erilaisia sieniä, hyönteisiä ja nisäkkäitä. Kokeet ovat osoitta-

neet, että koivuyksilöiden kestävydessä on laajaa vaihtelua kaikkia tutkittuja tuholaisia vastaan, mutta myös sen, että samat yksilöt eivät ole kestäviä kaikkia tuhoniheuttajia vastaan (Rousi ym. 1997). Näyttää esimerkiksi selvältä, että useat jäniskestävät yksilöt (kloonit) ovat alttiita sekä lehti- että runkokirvoille (Tikkanen ym. 2001). Kloonit, joka on erityisen kestävä nisäkkäitä vastaan, on kukkinut huonosti. Ruskotäpläkärpäsiä kestävät kloonit puolestaan kasvavat yleensä huonosti; toisaalta lehtiruosteen kestävyydellä ja silmun puhkeamisella ei ole yhteyttä. Kaiken kaikkiaan ilmaston-kestävyyden, kasvun, lisääntymisen ja tuholaiskestävyyden välisten monimutkaisten vuorovaikutusten tunteminen antaa mahdollisuuden arvioida puiden monimuotoisuutta ylläpitäviä tekijöitä.

Kirjallisuus

- Gross, H.L. 1972. Crown deterioration and reduced growth associated with excessive seed production by birch. *Canadian Journal of Botany* 50: 2431–2437.
- Koski, V. & Tallqvist, R. 1978. Tuloksia monivuotisista kukinnan ja siemensadon määrän mittauksista metsäpuilla. *Folia Forestalia* 364. 60s.
- Laitinen, M.-L., Julkunen-Tiitto, R. & Rousi, M. 2000. Variation in phenolic compounds within a birch (*Betula pendula*) population. *Journal of Chemical Ecology* 26: 1609–1622.
- , Julkunen-Tiitto, R. & Rousi, M. 2001. Foliar phenolic composition during bud and leaf development of European white birch. (tarjottu julkaistavaksi).
- McDonald, M.S., Hughes, M., Burns, J., Lean, M.E.J., Matthews, D. & Crozier, A. 1998. Survey of the free and conjugated myrecetin and quarcetin content of red wine of different geographic origins. *Journal of Agricultural Food Chemistry* 46(2): 368–375.
- Quiring, D.T. 1994. Influence of inter-tree variation in time of bud-burst of white spruce on herbivory and the behaviour and survivorship of *Zeiraphera canadensis*. *Ecological Entomology* 19: 230(238).
- Reichardt, P.B., Bryant, J.P., Clausen T.P., & Wieland, G. 1984. Defense of winter-dormant Alaska paper birch against snowshoe hare. *Oecologia (Berl.)* 65: 58–69.
- Rousi, M., Tahvanainen, J., & Uotila, I. 1991. A mechanism of resistance to hare browsing in winter-dormant European white birch (*Betula pendula*). *American Naturalist* 137(1): 64–82.
- Tahvanainen, J., Henttonen, H., Herms, D.A. & Uotila, I. 1997. Clonal variation in susceptibility of White birches (*Betula* spp.) to mammalian and insect herbivores. *Forest Science* 43(3): 396–402.
- Sarvas, R. 1948. Tutkimuksia koivun uudistumisesta Etelä-Suomessa. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 35(4). 91 s.
- 1952. On the flowering of birch and the quality of seed crop. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 40(7). 38 s.
- Tikkanen, O.-P., Rousi, M., Ylioja, T. & Roininen, H. 2001. Can complex interactions cause the lack of correlation between growth and resistance on trees? (tarjottu julkaistavaksi).

10 Koivun lehdissä ja oksissa elävien sienten monimuotoisuus

Jarkko Hantula, Laura Paavolainen,
Anna-Maija Hallaksela ja Timo Kurkela

Johdanto

Koivun viljely on lisääntynyt viime vuosina huomattavasti Suomessa. Lisäksi kasvatuskelpoisiin taimikoihin hyväksytään usein aiempaa suurempi luontaisesti syntyneen koivun osuus. Tämän taustana on pääosin se, että koivun käyttö on lisääntynyt puuta jalostavassa teollisuudessa, mikä on puolestaan johtanut koivun hinnan nousuun. Toinen keskeinen syy on se, että lehtipuuvaltaisten metsien ja lehtisekapuuston osuuden lisääminen on katsottu monimuotoisuuden ylläpitämisen kannalta tärkeiksi tavoitteiksi.

Koivun aiemmasta vähäisestä arvostuksesta johtuen ei sillä esiintyviä taudinaiheuttajia ja muuta pieneliöstöä ole juurikaan tutkittu. Tästä hyvänä esimerkkinä on, ettei esimerkiksi eteläisessä Suomessa yleisintä koivun lehtien laikkutaudin aiheuttajaa tai koivun oksien ennen aikaista kellastumista ja kuolemaa aiheuttavia tekijöitä ollut ennen tätä tutkimusta juurikaan tutkittu. Havupuilla vastaavien ilmiöiden aiheuttajat ovat olleet jo pitkään hyvin tiedossa.

Tutkimushankkeen tarkoituksena oli selvittää koivun lehdillä ja oksissa elävien sienten monimuotoisuutta käyttäen hyväksi sekä metsäpatologian että molekyylibiologian tarjoamia menetelmiä. Erityisesti kiinnitettiin huomiota patogeenisiä oireita aiheuttaviin sieniin.

Koivun lehdissä esiintyvät taudit

Koivun lehdissä esiintyy useita erityyppisiä tauteja: laikkutauteja, ruosteita sekä härmiä. Tämän työn puitteissa tutkittiin kahta ensinmainittua taudinaiheuttajaryhmää.

Laikkutaudit

Koivun lehdillä esiintyy monenlaisia laikkuja. Helpoiten tunnistettavia ovat *Taphrina betulae* -sienen aiheuttamat pyöreät laikut (kuva 1). Ne ilmaantuvat lehtiin loppukesällä, jolloin niiden väri on kellertävä. Syksyn kuluessa laikkujen väri muuttuu ruskeaksi. Toinen tunnettu laikkutauti on koivunruskolaikku (kuva 2), jonka aiheuttaja on *Marssonina betulae* -sieni. Tämä tauti on yleinen Pohjois-Suomessa, mutta sitä tavataan harvoin aivan eteläisimmässä Suomessakin. Sen sijaan Etelä-Suomessa koivun lehdillä esiintyy sekä lehtiruoteja seurailevia että tasaisesti lehdelle ilmestyviä laikkuja



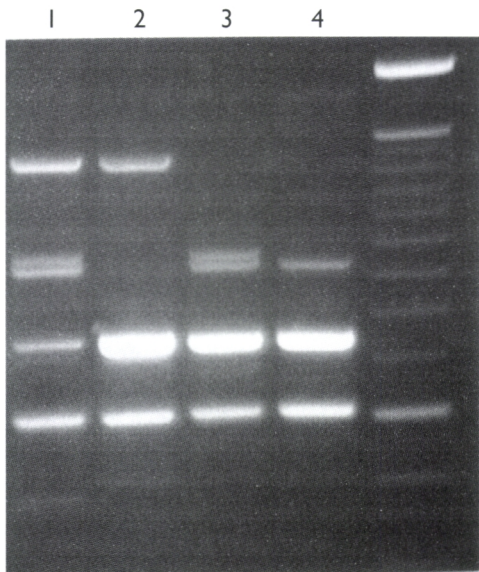
Kuva 1. *Taphrina betulae* -sienen aiheuttamia pyöreitä laikkuja koivun lehdellä.



Kuva 2. *Marssonina betulae* -sienen aiheuttamia laikkuja koivun lehdellä.



Kuva 3. *Pyrenopeziza betulicola* -sienen aiheuttamia laikkuja koivun lehdellä



Kuva 4. *Cylindrosporium* -itiöistä (näytteet 1 ja 3) ja *Pyrenopeziza betulicola* -itiöistä (näytteet 2 ja 4) kasvatetuista sienistä monistettuja geneettisiä sormenjälkikuvioita. Kuvan oikeassa reunassa on geenimerkkien koon määrittämiseen käytetty standardinäyte.

(kuva 3). Usein myös lehtien reunat ovat laajojen laikkujen ympäröimiä. Näiden laikkujen aiheuttajaa ei ole aiemmin tunnettu, joskin kirjallisuudessa (esim. Arx 1970, Sutton 1980) niiden aiheuttajiksi on arveltu eräitä kuroma-asteisia sieniä kuten *Discula betulina*, *Asteroma microsporum* tai *Gloeosporium betulinum*.

Etelä-Suomessa yleisten laikkujen aiheuttajan selvittämiseksi sieniä eristettiin laikkuja sisältävistä koivunlehdistä sekä kesäaikana että varhain keväällä lumen alla talvehtineista pudonneista lehdistä. Perinteisten morfologisten tunnusmerkkien perusteella mm. seuraavia oireettomana lehtien sisällä eli endofyyttisinä kasvavia sieniä pystyttiin tunnistamaan: *Venturia* sp., *Gnomonia setacea*, *Apiognomonina* sp. sekä *Cylindrosporium* sukuun kuuluvaa suvutonta itiöastetta eli anamorfiasta sientä. Keväisissä lehdistä esiintyi yleisesti *Pyrenopeziza betulicola* ja *Venturia ditricha* -sieniä.

Eri sieni-isolaateista eristettiin DNA:ta, josta monistettiin PCR-reaktion avulla ns. Random Amplified MicroSatellite (RAMS) geenimerkkejä (ikkuna 5). Näiden geenimerkkien havaittiin olevan samoja sekä *Cylindrosporium*-itiöistä että *Pyrenopeziza betulicola* -itiöistä kasvatetuissa sienissä, joten itiöiden perusteella tunnistetut sienet kuuluvat samaan biologiseen lajiin (kuva 4). Näin ollen *Pyrenopeziza betulicola* -sienen elinkierto on kuuluu *Cylindrosporium*-tyyppisiä itiöitä tuottava suvuton itiöaste eli anamorfi (Paavolainen ym. 2000a).

Koska tavoitteena oli selvittää koivulla esiintyvien laikkujen aiheuttaja, tehtiin eristetyillä sienillä myös patogeenisuuskokeita. Nämä kokeet osoittivat odotetusti, ettei endofyyttisenä sieninä tunnettu *Venturia* sp. aiheuttanut taudin oireita. Sen sijaan *Pyrenopeziza betulicola* -sienellä saastutetut lehdet aiheutti-

Ikkuna 5: Geenimerkit

Geenimerkiksi kutsutaan mitä tahansa perimän (DNA:n) osaa, jota voidaan tutkia ja jossa esiintyy muunte-
lua tutkittavien eliöiden välillä. Geenimerkkejä voidaan nykyisin tutkia helposti ns. polymeraasin ketjureak-
tiolla (PCR), joka mahdollistaa DNA:n tehokkaan monistamisen koeputkessa. Perimän eri alueet ero-
avat toisistaan muuntelun määrän suhteen. Eliölle tärkeät DNA-jaksot (kuten elämälle välttämättömät geenit; esim. ribosomaalista RNA:ta koodaavat geenit) eroavat yleensä vain vähän eri lajien välillä, kun taas toisessa ääripäässä eliölle tarpeettomat DNA-jaksot, kuten mikrosatelliitit, muuntelevat runsaasti saman-
kin lajin yksilöiden välillä. Siksi onkin tärkeää käyttää kuhunkin tilanteeseen sopivaa geenimerkkityyppiä, jonka avulla saadaan informaatiota juuri käsillä olevan ongelman ratkaisemiseksi.

vat poikkeuksetta laikkuja koivun lehdille (Paavolainen ym. 2000a). Tällä perusteella Etelä-Suomessa koivulle laikkuja aiheuttava sieni on *Pyrenopeziza betulicola*, jota olemme kutsuneet tästä syystä koivunlaikukaksi.

Kun *Pyrenopeziza betulicola* osoit-
tautui laikkutaudin aiheuttajaksi, tutkit-
tiin sen muuntelua eri puolilla Suomea käyttäen hyväksi PCR-reaktion avulla monistettuja DNA-fragmentteja (Paavolainen ym. 2001a). Sienen pienen ribosomaalisen alayksikön RNA:ta koodaavassa (SSU rDNA) geenissä havaittiin esiintyvän runsaasti pituusmuuntelua. Myös ribosomaaliseen geeniklusteriin

kuuluvassa sisäisesti transkriboituvassa välialueessa (ITS) esiintyy tällä sienellä kaksi alleelia. Näiden lisäksi kehitettiin spesifinen alukepari, jonka avulla voitiin erottaa kahdeksan alleelia. Tämä alukepari ei kuitenkaan tunnistanut tiettyjä Pohjanmaalta ja Pohjois-Suomesta eristettyjä *Pyrenopeziza*-isolaatteja. Kun eri isolaattien RAMS-sormenjälkikuvioita tarkasteltiin, havaittiin näiden pohjanmaalaisten ja pohjois-suomalaisten isolaattien poikkeavan myös niiden suhteen. Siten on mahdollista, että Suomessa esiintyy kaksi lähisukuista *Pyrenopeziza*-lajia, joista yleisemmän nimesimme tyypiksi A ja harvinaisemman tyypiksi B. Tyypin mahdollinen kuvaaminen lajeiksi vaatii kuitenkin vielä jatkotutkimuksia.

Analysoidun muuntelun perusteella pystyttiin myös osoittamaan, että eri puolilla Suomea esiintyvät *Pyrenopeziza betulicola* -populaatiot ovat jonkin verran perinnöllisesti erilaistuneita: noin 10 % muuntelusta selittyy paikkakuntien välisillä eroilla. Lisäksi tulokset osoittivat, että *P. betulicola* käyttää lisääntymisessään myös suvuttomia itiöitä. Yksittäiset koivun lehdillä esiintyvät laikut ovat silti syntyneet yleensä yhdestä ainoasta itiöstä.

Koivunruoste

Koivunruoste (kuva 5) esiintyy yleisenä koivuissa läpi Suomen. Infektiokokeiden perusteella on arveltu, että sienestä esiintyisi sekä raudus- että hieskoivulle erilaistuneita muotoja (Poteri 1992). Kirjallisuuden perusteella sama sieni esiintyisi koivun lisäksi myös lepällä (Roll-Hansen ja Roll-Hansen 1981). Tämä käsitys on kuitenkin ongelmallinen sikäli, että lepänruostetta on Suomessa viime vuosikymmeninä havaittu ainoastaan vuoden 1996 jälkeen, vaikka koivunruoste on



Kuva 5. Ruostetta koivun lehdellä.

tätä aiemminkin ollut maassamme melko yleinen.

Koivunruosteen ja lepällä esiintyvän ruosteen geneettistä muuntelua tutkittiin monistamalla PCR:n avulla sienten ITS-alueen ja selvittämällä siinä esiintyvää vaihtelua (Kurkela ym. 1999). Tulokset osoittivat, ettei hies- tai rauduskoivulta eristetyssä ruosteessa näyttänyt olevan eroja tutkitun geenialueen suhteen. Sen sijaan lepänruosteen ITS-alue oli erilainen, mikä osoittaa, ettei kyse ole samasta lajista. Tätä johtopäätöstä tukevat myös tehdyt morfologiset analyysit, jotka osoittivat sienten välillä morfologisia eroja. Onkin todennäköistä, että lepällä esiintyy koivunruosteen (*Melampsoridium betulinum*) sijasta morfologian perusteella *Melampsoridium hiratsukanum* niminen ruostesienilaji, joka on ilmeisesti 1990-luvulla siirtynyt tuntemattomalla tavalla Aasiasta Suomeen.

Koivun harsuuntuminen

Koivun latvuksen koko vaihtelee vuodesta toiseen. Ilmiön syitä ei tunneta, mutta se saattaa liittyä sekä fysikaalisiin elinolosuhteisiin (kuten kuivuus, tuuli, lumisateet) että myös patogeenien toimintaan. Ilmiöön liittyy myös se, että syyskesällä havaitaan usein runsaasti yksittäisiä ennen aikaisesti kellastuneita



Kuva 6. Ennen aikaisesti kellastuneita yksittäisiä koivun oksia.

koivun oksia (kuva 6).

Koivun latvuksen dynamiikan tutkimiseksi kerättiin kahden vuoden ajan koivusta putoavia oksia. Oksista määritettiin kuukausittain tuorepaino sekä oksassa itiöivät sienet.

Koivun oksien putoaminen puusta oli runsainta keski- ja loppukesällä. Tällä ajankohdalla ei näyttäisi olevan liittymäkohtia fysikaalisiin tekijöihin (kovat tuulet ajoittuvat syksyyn ja lumisateet talveen, lisäksi toinen tutkituista kesistä eli 1998 oli niin kostea, ettei kuivuutta esiintynyt). Siten koivun oksien putoamiseen liittyy todennäköisesti biologisia tekijöitä.

Pudonneista koivunoksista eristettiin suuri joukko sieniä (Paavolainen ym. 2001b). Yleisimpiä olivat suvullinen eli teleomorfinen *Pleomassaria*- ja suvutto-

mat eli anamorfiset *Prosthemium*-lajit, jotka itiöivät aina katkenneiden oksien tyviosassa. Lisäksi eristettiin seuraavia lajeja: *Libertella* sp., *Cryptosporium betulinum*, *Ophiovalsa betulae*, *Myxocyclis polycistis*, *Splanchnonema argus*, *Coryneum brachyurum*, *Pseudovalsa lanciformis*, *Melanconium bicolor* ja *Trimmatostroma betulinum*.

Prosthemium- ja *Pleomassaria*-sienten muuntelua tutkittiin sekä SSUrDNA:ssa, spesifisissä markkereissa että RAMS-sormenjälkikuvioissa esiintyvän muuntelun perusteella (Hantula ym. 1998, Paavolainen ym. 2000). Tulokset osoittivat, että tutkitut isolaatit jakaantuivat kahteen perinnöllisesti erilaiseen ryhmään, joista molempiin kuului sekä *Pleomassaria*- että *Prosthemium*-itiöistä eristettyjä sienikantoja. Ryhmät noudattivat kuitenkin *Prosthemium* sukuun morfologisin perustein kuvattujen lajien *Pr. betulinum* ja *Pr. asterosporum* rajoja. Siten taksonomisesti kuvattu teleomorfinen laji *Pleomassaria siparia* koostuu kahdesta biologisesta lajista, joiden suvuttomat asteet on kuvattu lajeina *Prosthemium asterosporum* ja *Pr. betulinum*. Koska *Pl. siparia* on jo aiemmin kuvattu *Pr. betulinum*in suvulliseksi asteeksi, olemme ehdottaneet *Pr. asterosporum*-lajin suvulliselle asteelle uutta tieteellistä nimeä *Pl. kowalskii*.

DNA-markkerien avulla tunnistettiin *Prosthemium*-*Pleomassaria* yhteyden lisäksi myös muita saman lajin elinkiertoon kuuluvia asteita. Siten aiemmin myös kirjallisuudessa kuvatut parit *Cryptosporium betulinum* ja *Ophiovalsa betulae*, *Myxocyclis polycistis* ja *Splanchnonema argus* sekä *Coryneum brachyurum* ja *Pseudovalsa lanciformis* saivat vahvistuksen.

Tutkimustyön yhtenä tarkoituksena oli päästä selville koivun oksien putoamiseen vaikuttavista tekijöistä. Saatujen

tulosten perusteella nämä tekijät lienevät pääosin biologisia (Paavolainen ym. 2001b). Kun lisäksi tutkittiin puussa kiinni olevia mutta ennenaikaisesti keltastuneita oksia niissä havaittiin ainoastaan *Pleomassaria siparia* -sientä. Tämä viittaisi siihen, että *Pleomassaria* olisi oksia tappava sieni. Ajatusta tukee myös se, että *Pleomassaria*-sienen itiöpesäkkeet sijaitsivat aina lähellä oksan katkeamispaikkaa ja että sieni esiintyi oksissa kaikkina vuodenaikoina. Havainto ei kuitenkaan ainakaan toistaiseksi ole saanut tukea tehdyistä koivun oksien saastutuskokeista, joissa taudin oireita ei ole saatu aikaan sienen itiöillä. Tämä voidaan selittää ainakin kolmella tavalla: (i) kyseinen sieni ei ole oksakuoleman syytä, (ii) taudin kehittyminen kestää useita vuosia tai (iii) käytetyt saastutusolosuhteet olivat epäsuotuisia taudin kehittymiselle. *Pleomassaria siparia* -sienen varmistaminen koivun oksien ennenaikaisen putoamisen aiheuttajaksi vaatii siten vielä lisätutkimuksia.

Johtopäätökset

Tätä tutkimusta aloitettaessa käsitys oli, että koivulla tauteja aiheuttava sienilajisto olisi huonosti tunnettua. Tämä ennako-oletus sai työn aikana vahvistuksen, ja sekä koivun lehdistä että oksissa elävien sienten monimuotoisuudesta saatiin varsin paljon uutta tietoa. Lisäksi sienten suvullisia ja suvuttomia asteita pystyttiin yhdistämään toisiinsa, mikä selkiinnytti koivun sienilajiston taksonomiaa. Näyttääkin siltä, että kirjallisuuden perusteella varsin sekavalta ja monimuotoiselta näyttänyt sienilajisto todellisuudessa koostuu melko harvoista yleisenä koivulla elävistä sienilajeista, joita täydentää suuri joukko harvinaisempia lajeja.

Kirjallisuus

- Arx, J.A. von 1970. A revision of the fungi classified as *Gloeosporium*. *Bibliotheca Mycologica* 24. Verlag von J. Cramer, Lehre.
- Hantula, J., Hallaksela, A.-M. & Kurkela, T. 1998. Relationship between *Prosthemium betulinum* and *Pleomassaria siparia*. *Mycological Research* 102: 1509–1512.
- Kurkela, T., Hanso, M. & Hantula, J. 1999. Differentiating characteristics between *Melampsoridium* rusts infecting birch and alder leaves. *Mycologia* 91: 987–992.
- Paavolainen, L., Hantula, J. & Kurkela, T. 2000a. *Pyrenopeziza betulicola* and an anamorphic fungus occurring in leaf spots of birch. *Mycological Research* 104: 611–617.
- , Kurkela, T., Hallaksela, A.-M. & Hantula, J. 2000b. *Pleomassaria siparia* is composed of two biological species, both of which occur in dead twigs of *Betula pendula* and *B. pubescens*. *Mycologia* 92: 253–258.
- , Kurkela, T., Suhonen, J. & Hantula, J. 2001a. The genetic population structure of *Pyrenopeziza betulicola*, the causative agent of birch leaf spot disease. *Mycologia* 93:258–264.
- , Hantula, J., Hallaksela, A.-M. & Kurkela, T. 2001b. Crown thinning and mycology of fallen twigs of mature birches in Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16:246–252.
- Poteri, M. 1992. Screening of clones of *Betula pendula* and *B. pubescens* against two forms of *Melampsoridium betulinum* leaf rust fungus. *European Journal of Forest Pathology* 22: 166–173.
- Roll-Hansen, F. & Roll-Hansen, H. 1981. *Melampsoridium* on *Alnus* in Europe. *M. alni* conspecific with *M. betulinum*. *European Journal of Forest Pathology* 11: 77–87.
- Sutton, B.C. 1980. *The Coelomycetes*. CMI: Slough, U.K.

II Juurikäävän biologisen torjunnan vaikutukset harmaaorvakan perinnölliseen monimuotoisuuteen sekä havupuun kantojen lahottajasienilajistoon

Eeva Vainio, Kari Korhonen, Katriina Lipponen ja Jarkko Hantula

Johdanto

Juurikääpä eli maannousemasieni (*Heterobasidion* sp.) on taloudellisesti merkittävin havupuiden juuri- ja tyvilahon aiheuttaja Suomessa. Meillä esiintyy kaksi *Heterobasidion*-sukuun kuuluvaa juurikääpäälajia, joista kuusenjuurikääpä (*H. parviporum*; aiemmin *H. annosum*in S-tyyppi) aiheuttaa tyvilahoa kuusella ja moni-isäntäinen männynjuurikääpä (*H. annosum*; P-tyyppi) tyvitervastautia männyllä. Juurikääpä tartunta voi tapahtua itiölevinnän kautta puun vauriokohtiin kuten kannon leikkuupintoihin, ja sienirihmaston kasvaessa edelleen tartunta voi levitä juuriyhteyksien kautta terveisiin puihin. Tämän estämiseksi kannot voidaan heti kaadon jälkeen suojata joko biologisesti hyödyntämällä juurikäävän kasvua ehkäiseviä sieniä, tai kemiallisesti urealla.

Harmaaorvakka on kantasieniin kuuluva saprofyytti, joka leviää tehokkaasti kuolleeseen havupuuainekseen, erityisesti mäntypuuhun. Sieni on juurikäävän tehokas kilpailija, mistä johtuen sitä on käytetty jo 1950-luvulta lähtien estämään juurikäävän kantojen kautta tapahtuvaa levintää hakkuiden yhteydessä.

Harmaaorvakka esiintyy yleisenä pohjoisen pallonpuoliskon havumetsäalueilla ja on todennäköisesti runsastunut talousmetsissä hakkuukantojen ansiosta. Samastakin kannosta löytyy yleensä useita perinnöllisesti erilaisia itiöperäisiä harmaaorvakkayksilöitä, joten sienen populaatiokoko on erittäin suuri. Vuonna 1994 valittiin yksi kuuselta eristetty harmaaorvakkakanta kenttäkokeissa osoittamansa korkean torjuntatehokkuuden perusteella kaupalliseksi torjunta-aineeksi (Rotstop, Kemira Oy).

Biologisia torjuntamenetelmiä on totuttu pitämään ympäristöystävällisinä verrattuna kemiallisiin käsittelyihin. Torjunnan tullessa laajamittaiseksi mahdolliset riskit on kuitenkin syytä selvittää sekä metsätaloudellisista että ympäristöön liittyvistä syistä. Ainoastaan yhtä sienigenotyyppiä sisältävän Rotstop-valmisteen laajamittainen levittäminen voisi aiheuttaa luonnonpopulaatioiden geneettisen muuntelun kaventumista. Sienen siirtäminen luontaisen levinneisyysalueensa ulkopuolelle taas saattaisi aiheuttaa vieraan geeniaineksen tai jopa uuden lajin tai rodun kulkeutumisen torjuntakohteena olevaan metsään, millä tiedetään olevan vaikeasti ennustettavia seurauksia (esim. Enserink 1999). Edelleen harmaaorvakan kaltaisen tehokkaan kilpailijan levittäminen voisi vaikuttaa juurikäävän lisäksi rajoittavasti myös mui-

den lahottajasienten esiintymiseen.

Tässä katsauksessa esitetään keskeiset tulokset harmaaorvakan geneettistä muuntelua käsittelevistä tutkimuksista (Vainio ym. 1998, Vainio ja Hantula 2000, Vainio ym. 2001). Pääkysymyksiinä selvitettiin 1) onko harmaaorvakka geneettisesti yhtenäinen laji koko esiintymisalueellaan ja 2) vähentääkö Rotstopin käyttö käsitellyn metsikön luontaisen harmaaorvakapopulaation perinnöllistä monimuotoisuutta. Lisäksi esitellään Rotstop-käsittelyn vaikutuksia havupuun kantojen lahottajasienilajiston monimuotoisuuteen.

Harmaaorvakan perinnöllinen monimuotoisuus Euroopassa

Pariutuskokeiden perusteella on osoitettu, että eri puolilta Eurooppaa peräisin olevat harmaaorvakat risteytyvät keskenään ja kuuluvat siten samaan biologiseen lajiin (Kannelsuo 1998). Geneettiin sormenjälkikuvioihin pohjautuvalla menetelmällä selvitettiin edelleen, esiintyykö eurooppalaisten populaatioiden välillä maantieteellistä erilaistumista (Vainio ym. 1998). Aineistona käytettiin Suomesta, Englannista, Sveitsistä, Saksasta, Italiasta, Venäjältä sekä Unkarista kerättyjä harmaaorvakkaviljelmiä. Näytteiden analyysiin käytettiin RAMS-tekniikkaa, jossa sienten DNA:sta tuotetaan PCR-reaktion avulla satunnaisesti monistettuja mikrosatelliitti-DNA:han perustuvia geenimerkkejä (kahden mikrosatelliitti-DNA:n toistojakson välisiä DNA-alueita, engl. Random Amplified MicroSatellites). Menetelmän taksonominen herkkyys mahdollistaa useimmiten samaan lajiin kuuluvien genotyyppil-

tään erilaisten yksilöiden erottamisen toisistaan.

Tutkimuksessa havaittiin, että harmaaorvakalla esiintyi runsaasti perinnöllistä muuntelua, eli geenimerkit vaihtelivat paljon yksilöiden välillä. Muuntelua esiintyi kuitenkin tasaisesti eri puolilta Eurooppaa kerätyissä näytteissä, eikä yksinomaan tietylle maantieteelliselle alueelle ominaisia geenimerkkejä havaittu. Siten esimerkiksi tietty Suomesta kerätty sienikanta saattoi olla samankaltaisempi jonkin italialaisen kuin toisen suomalaisen sienikannan kanssa. Tästä voidaan päätellä, että sienien eri puolilla Eurooppaa esiintyvät populaatiot eivät ole perinnöllisesti erilaistuneita, vaan kyseessä on geneettisesti yhtenäinen laji, jonka populaatioiden välillä tapahtuu runsaasti geenien vaihtoa. Tästä johtuen Rotstop-valmisteen käyttö Euroopan alueella ei tuone ongelmia ainakaan uusien genotyyppien levittämisen muodossa (Vainio ym. 1998).

Harmaaorvakan perinnöllinen erilaistuminen Euroopan ja Pohjois-Amerikan välillä

Harmaaorvakkana tunnettua sientä esiintyy Euroopan lisäksi Pohjois-Amerikassa. Eri mantereilla esiintyvät populaatiot ovat kuitenkin eristyneet toisistaan noin 14 000 vuotta sitten kun Beringin salmi muodostui. Koska myös Pohjois-Amerikassa on tarvetta juurikäävän torjunnalle, on eri mantereilla kehitetyille biologisille torjuntavalmisteille olemassa lähes maailmanlaajuiset markkinat. Siksi haluttiin selvittää, ovatko Euroopassa ja Pohjois-Amerikassa esiintyvät populaatiot geneettisesti erilaistuneet vai onko kyseessä perinnöllisesti yhtenäinen laji

(Vainio ja Hantula 2000). Kysymystä lähestyttiin tarkastelemalla kahta erilaista DNA-tyyppiä: RAMS-geenimerkkien lisäksi vertailtiin ribosomaalisen geeniklusterin ns. ITS-aluetta (engl. Internally Transcribed Spacer region), jota käytetään yleisesti sienten taksonomisessa luokittelussa sekä myös yksittäisten lajien tunnistamisessa.

ITS-alueen muuntelua tarkasteltiin ensin elektroforeesiin perustuvalla DGGE-menetelmällä (engl. Denaturing Gradient Gel Electrophoresis), jonka perusteella pystyttiin erottamaan kolme erilaista ITS-tyyppiä eli alleelia. Yksi alleeleista tavattiin vain yhdeltä sienikanalta Pohjois-Amerikasta, ja kaksi puolestaan esiintyi yleisenä kummallakin mantereella. Koska DGGE-menetelmällä ei kuitenkaan aina pystytty havaitsemaan kaikkia alleelien välillä esiintyviä DNA:n emäsjärjestyksen eroja, haluttiin alleelien samanlaisuus mannerten välillä tarkistaa myös sekvenssianalyysillä. Analyysiin valittiin jokaisen erilaisen alleelin edustajat molemmilta mantereilta, eli yhteensä viisi sienikantaa.

Sekvenssianalyysissä ilmeni, että yhden alleelin eurooppalainen ja pohjois-amerikkalainen muoto poikkesivat toisistaan DNA:n emäsjärjestyksen suhteen, vaikka ne olivat DGGE:n perusteella näyttäneet identtisiltä. Toinen molemmilla mantereilla esiintynyt alleeli sen sijaan oli sekvenssiltään identtinen mannerten välillä. Kolmas, vain Pohjois-Amerikassa esiintyvä alleeli taas poikkesi kaikista muista, niin kuin DGGE:n perusteella oli odotettavissakin.

Koska sekvenssianalyysi paljasti muuntelua, jota ei voitu havaita DGGE-menetelmällä, eurooppalaisten ja pohjoisamerikkalaisten populaatioiden erilaistumisastetta ei voitu luotettavasti arvioida (Vainio ja Hantula 2000). ITS-alueella esiintyvien alleelien todellinen

lukumäärä saattaakin olla huomattavasti suurempi kuin mitä tutkimuksessa löydettiin.

RAMS-analyysin perusteella kuitenkin havaittiin eurooppalaisten ja pohjois-amerikkalaisten populaatioiden välillä selviä eroja. Valtaosa markkereista esiintyi vain toisella mantereista (ainoastaan 29 % markkereista esiintyi molemmilla mantereilla), mikä ilmentää huomattavaa maantieteellistä erilaistumista (Vainio ja Hantula 2000). Tulokset viittaavat alustavasti myös siihen, että Pohjois-Amerikassa esiintyisi kaksi erillistä harmaaorvakkarotua, itäinen ja läntinen.

Tutkimustulokset geenimerkkien jakautumisesta eivät sellaisenaan kerro, onko Pohjois-Amerikassa esiintyvä harmaaorvakka samaa vai eri lajia kuin eurooppalainen. Koska populaatioiden väliset perinnölliset erot olivat kuitenkin huomattavia, Rotstop-valmisteiden käyttö Pohjois-Amerikassa tai vastaavan pohjoisamerikkalaisen valmisteiden käyttö Euroopassa oletettavasti johtaisi uuden geeniaineksen leviämiseen valmisteiden uudella käyttöalueella. Siten lienee syytä pidättäytyä harmaaorvakan siirtämisestä mantereelta toiselle ja käyttää paikallisia sienikantoja juurikäävän biologisessa torjunnassa, jotta välttyttäisiin tällaiseen leviämiseen usein liittyviltä ympäristön kannalta haitallisilta seurauksilta.

Rotstopin levittämisen paikalliset vaikutukset

Rotstopin levittämisen vaikutuksia paikallisen harmaaorvakkapopulaation monimuotoisuuteen tutkittiin kahdessa koemetsikössä, joista toinen oli männikkö ja toinen kuusikko (Vainio ym. 2001). Lisäksi kontrolleina käytettiin koemetsiköiden viereisiä, puustorakenteeltaan vastaavia metsiköitä. Koemetsiköt koos-

tuivat erillisistä koealoista, joista puolet oli käsitelty kuusi vuotta ennen näytteenottoa Rotstop-valmisteella ja puolet jätetty käsittelemättä. Vuotta ennen näytteenottoa samoilta koealoilta sekä kontrollimetsiköistä kaadettiin lisää puita, jotta voitaisiin tarkastella harmaaorvakkadiversiteetin kehittymistä tuoreissa käsittelemättömissä kannoissa viiden vuoden kuluttua siitä, kun ympäröivä tai viereinen alue oli käsitelty. Kannoista sahattuista puukiekkonäytteistä eristettiin harmaaorvakan puhdasviljelmiä, jotka analysoitiin RAMS-menetelmällä.

Mäntymetsä

Yhdessäkään kuusivuotiaassa männynkannossa ei esiintynyt harmaaorvakkaa, eli sieni oli kuuden vuoden aikana hävinnyt sekä käsitellyistä että käsittelemättömistä kannoista niiden lahottajasienisukcession aikana. Sen sijaan tuoreissa kannoissa harmaaorvakka oli hyvin yleinen: kolmestatoista yksivuotiaasta männynkannosta löydettiin yhteensä 35 harmaaorvakkakantaa, joista jokainen poikkesi genotyypiltään Rotstop-kannasta. Käsittelemättömillä koealoilla esiintyi hieman runsaammin Rotstop-isolaatille vieraita RAMS-geenimerkkejä kuin käsitellyillä koealoilla: käsittelemättömillä koealoilla 92 % sienikannoista sisälsi geenimerkkejä, joita ei esiinny Rotstopilla, kun vastaava luku käsitellyillä koealoilla oli 88 %. Rotstopilta puuttuvien geenimerkkien lukumäärä sienikantaa kohden oli vastaavasti keskimäärin 2,2 ja 1,6 kappaletta. Koska erot olivat näin pieniä, ei Rotstopin paikallisella käytöllä liene mäntymetsässä merkitystä harmaaorvakan monimuotoisuudelle, vaan sienien luontainen levintä on riittävän tehokasta estämän geneettisesti yksipuolisen harmaaorvakkapopulaation syntymisen juurikaavan biologisen torjunnan yhteydes-

sä. Tämän työn tuloksia ei kuitenkaan voida yleistää koskemaan useiden puusukupolvien ajan jatkuvaa harmaaorvakkakäsittelyä tai tilannetta, jossa käytännöllisesti katsoen kaikki metsät käsiteltäisiin harmaaorvakalla. Siksi jatkossa olisikin syytä seurata harmaaorvakkapopulaatioiden perinnöllisen monimuotoisuuden säilymistä talousmetsissä.

Kuusimetsä

Männystä poiketen harmaaorvakkaa esiintyi sekä kuusivuotiaissa että yksivuotiaissa kuusen kannoissa. Kaikki kontrollimetsikön kuusivuotiaista kuusen kannoista eristetyt sienikannat sisälsivät Rotstopilta puuttuvia geenimerkkejä. Koemetsiköissä tilanne oli kuitenkin toinen, sillä kaikki löydetty harmaaorvakkakannat – sekä käsitellyiltä että käsittelemättömiltä koealoilta eristetyt – olivat identtisiä Rotstop-genotyypin kanssa. Geenimerkkien lukumääräsuhteiden perusteella laskettiin, että vastaavan merkkiyhdistelmän syntyminen satumalta on erittäin epätodennäköistä (0,2 % olettaen että markkereiden välillä ei vallitse kytkentäepätasapainoa). Tämä tulos osoittaa, että Rotstop-valmisteen sisältämät suvuttomat itiöt leviävät käsittelyn aikana tai sen jälkeen tehokkaasti myös ympäröiville alueille, ja että Rotstop-kanta pystyy säilymään elinkel- poisena kuusen kannoissa vähintään kuusi vuotta. Valmiste näyttäisi siten säilyvän kuusen kannoissa pidempään kuin männyn kannoissa.

Käsittelystä riippumatta kaikki yksivuotiaista kannoista eristetyt harmaaorvakat (yhteensä 14 kpl) tuottivat Rotstopilta puuttuvia RAMS-geenimerkkejä, joskin käsitellyiltä koealoilta löytyi ainoastaan kaksi geneettisesti erilaista harmaaorvakkakantaa. Rotstopille vieraiden geenimerkkien keskimääräisissä luku-

määrissä ei esiintynyt mainittavaa eroa koealojen kesken. Siten tulos vastaa männyn tuoreista kannoista saatua tulosta ja tukee ajatusta siitä, että Rotstopin paikallisella käytöllä ei olisi oleellista merkitystä harmaaorvakan monimuotoisuudelle.

Rotstop-käsittelyn vaikutukset havupuun kantojen lahottajasienilajiston monimuotoisuuteen

Rotstopin levittämisen vaikutuksia lahottajasieniyhteisöjen monimuotoisuuteen tutkittiin samoissa koemetsiköissä kuin paikallisia harmaaorvakkapopulaatioiden muutoksia (yllä). Tutkimuksessa hyödynnettiin lahoppuun sienilajiston tarkasteluun kehitettyä molekyylibiologista tunnistusjärjestelmää (Vainio ja Hantula 2000b), jossa sienilajit voidaan erottaa toisistaan niiden ribosomaalisen pienen alayksikön RNA:ta koodaavan geenin (18S rDNA:n) emäsjärjestyksen perusteella. Kantokiekoista otetuista puulas- tuista eristettiin DNA:ta suoraan ilman viljelyä, ja näytteiden 18S rDNA-sekvenssit monistettiin PCR-reaktiolla käyttäen sieni-DNA:han valikoivasti tarttuvaa alukkeita. Reaktiotuotteet analysoitiin DGGE-menetelmällä, jolloin eri sekvenssin omaavat sienet voitiin erottaa toisistaan ja saatiin käsitys näytteessä esiintyvien lajien lukumäärästä. Lahottajasienten kantakokoelmaan vertailemalla osa näytteiden sisältämistä sienilajeista pystyttiin tunnistamaan (harmaaorvakka, männyn- ja kuusenjuurikäpää, *Resinicium bicolor*, *Hypholoma capnoides* ja *Stereum sanguinolentum*).

Tilastollisen analyysin perusteella Rotstopin käytöllä näytti olevan vaiku-

tusta kuusivuotiaissa männyn- ja kuusenkannoissa elävään sienilajistoon (Vainio ym., julkaisematon). Diversiteetti-indeksien mukaan käsiteltyjen kuusenkantojen monimuotoisuus näytti jopa hieman korkeammalta kuin käsittelemättömien kantojen, joskin erot olivat pieniä. Männyllä taas lajiston monimuotoisuus näytti olevan samaa suuruusluokkaa käsiteltyjen ja käsittelemättömien kantojen välillä. Yksivuotiaissa kannoissa tilastollisia eroja ei havaittu.

Vaikka valtaosa lajeista ei reagoanut käsittelyyn, tiettyjen yksittäisten sienilajien kohdalla kantokäsittelyllä kuitenkin näytti olevan harvinaistava tai runsastava vaikutus. Mahdollisesti harmaaorvakkakäsittely vaikuttaakin kantojen lahottajasienilajistoon kahdessa eri vaiheessa: 1) lahosukcession alussa sieni syrjäyttäisi heikompia kilpailijoita tai harvinaisempia lajeja ja 2) lahosukcession lopussa harmaaorvakan jo hävittyä kannosta tiettyt sienilajit suosisivat sen lahottamaa puuainesta ja pystyisivät siten yleistymään.

Johtopäätökset

Johtopäätöksenä voidaan todeta, ettei Rotstopin käyttö juurikäävän torjunnassa todennäköisesti tule ainakaan lyhyellä aikavälillä aiheuttamaan muutoksia harmaaorvakan perinnölliselle monimuotoisuudelle. Sienen monimuotoisuuden muutoksia on kuitenkin syytä seurata Suomessa myös tulevaisuudessa, varsinkin jos juurikäävän torjunta yleistyy nykyisestä. Sienivalmisteiden kaupan kannalta on oleellista, ettei mannertenvälisen kaupan ole suositeltavaa, koska eurooppalaiset ja pohjoisamerikkalaiset harmaaorvakat ovat geneettisesti erilais- tuneita. Sen sijaan Euroopan sisällä tapahtuvalle kaupankäynnille ei tässä sel-

vityksessä löydetty esteitä, koska laji on geneettisesti yhtenäinen Euroopan alueella.

Koska Rotstopin käyttö näyttäisi lievästi vaikuttavan lahoissa havupuunkannoissa elävään sienilajistoon, valmisteen käyttöön reagoivia indikaattorilajeja tulisi tarkkailla. Ympäristönsuojelullisen merkityksensä lisäksi indikaattorilajien seurannalla saattaa olla taloudellista merkitystä mikäli jokin metsänhoidon kannalta haitallinen laji pystyy hyötymään kantokäsittelystä.

Kirjallisuus

- Enserink, M. 1999. Biological invaders sweep in. *Science* 285: 1834–1836.
- Kannelsuo, S. 1998. Harmaaorvakan risteytymissuhteet Euroopassa. Pro gradu, Helsingin yliopisto.
- Vainio, E.J. & Hantula, J. 2000. Genetic differentiation between European and North American populations of *Phlebiopsis gigantea*. *Mycologia* 92: 436–446.
- & Hantula, J. 2000b. Direct analysis of wood-inhabiting fungi using denaturing gradient gel electrophoresis of amplified ribosomal DNA. *Mycological Research* 104: 927–936.
- , Korhonen K. & Hantula J. 1998. Genetic variation in *Phlebiopsis gigantea* as detected with random amplified microsatellite (RAMS) markers. *Mycological Research* 102: 187–192.
- , Lipponen, K. & Hantula, J. 2001. Persistence of a biocontrol strain of *Phlebiopsis gigantea* in conifer stumps and its effects on within-species genetic diversity. *Forest Pathology* (painossa).

I2 Mikrobiston merkitys ja monimuotoisuus pohjoisissa havumetsissä

Michael Müller

Sisällysluettelo

Tiivistelmä	174
Johdanto	175
Mikrobien merkitys puille	176
Hajottajamikrobit	176
Puiden normaalimikrobisto	176
<i>Epifyyttimikrobit</i>	176
<i>Endofyyttimikrobit</i>	177
<i>Mykorritsasienet</i>	178
<i>Muut juuristomikrobit</i>	180
Taudinaiheuttajat	180
Typeä sitovat bakteerit	181
Metsän eliölajeista suurin osa on mikrobeja	182
Maaperä	182
Ikkuna 6: Onko maaperän eliödiversiteetti ylenpalttista?	183
Juuristo	185
Puiden maanpäälliset osat	186
<i>Kuusen mikrobidiversiteetti</i>	187
Metsän mikrobidiversiteetin keskittymät	188
Metsänhoidon vaikutukset mikrobidiversiteettiin	189
Keskeiset metsänhoidosta riippuvat tekijät	189
<i>Mikroilmasto</i>	190
<i>Kuollut biomassa</i>	191
Eräiden metsänhoitotoimien vaikutus mikrobidiversiteettiin	192
<i>Hakkuualan rajaus</i>	192
<i>Metsänuudistaminen ja mykorritsalajisto</i>	192
<i>Säästöpuut ja hakkuutähteet</i>	195
<i>Maanmuokkaus, kulotus, kalkitus ja lannoitus</i>	195
<i>Puulaji ja puuston diversiteetti</i>	196
Metsän mikrobidiversiteettiä mahdollisesti uhkaavat tekijät	196
Ilman epäpuhtaudet	196
UV-B-säteily	197
Lahopuun vähäisyys	197
Mikrobidiversiteettitutkimuksen tulevaisuudennäkymät	198
Kiitokset	198
Kirjallisuusviitteet	199

Tiivistelmä

Mikrobeilla on keskeinen asema metsän ravinteiden kierrossa. Ne vaikuttavat lisäksi hyvin monin eri tavoin muiden eliöiden selviytymiseen mm. aiheuttaen tauteja tai niiltä suojaten. Mikrobit ovat myös monien eläinten keskeistä ravintoa. Suurin osa metsän eliölajistosta on todennäköisesti mikrobeja, so. mikrosieniä, alkueläimiä, bakteereita sekä viruksia, joita esiintyy metsäekosysteemin kaikissa osissa. Tyypillisten mikrobien kuten bakteerien ja mikrosienten lisäksi tässä krijoituksessa käsitellään mykorritsasienet vaikka osa niistä muodostaakin makroskooppisia itiömiä.

Mikrobidiversiteetin keskittymiä ovat maaperän eloperäinen kerros, jäkälät, eläinten pinnat ja suolisto sekä kasvien pinnat. Myös puut ovat täynnä mikrobielämää. Lukuisia eri sienilajeja elää terveiden puiden rungon ja oksien puuainneissa sekä kuoressa, mutta erityisen runsaasti neulasten ja lehtien pinnoilla. Esimerkiksi yhden terveen kymmenmetrisen kuusen maanpäällisissä osissa arvioitiin elävän yli 170 sienilajia. Terveessä varttuneessa kuusessa voi pelkästään neulasten sisällä elää jopa yli 100 miljoonaa sieniyksilöä.

Metsän hyvinvointi ja biomassan tuotto ovat todennäköisesti kytköksissä mikrobiston monimuotoisuuteen. Esimerkiksi mykorritsalajiston monimuotoisuuden on todettu edistävän myös kasvillisuuden monimuotoisuutta ja tuottavuutta.

Metsänhoidon vaikutuksia borealisen kasvillisuusvyöhykkeen mikrobidiversiteettiin on tutkittu niukasti. Bakteeri- ja viruslajiston määrästä, jakautumisesta ja populaatiodynamiikasta metsän eri pienympäristöissä ei tiedetä juuri mitään. Tietämys metsänhoidon vaikutuksista metsän mikrobiston lajistolliseen

monimuotoisuuteen onkin hyvin satunnaista, ja tämän tutkimussuunnan voidaan katsoa vasta alkaneen. Mikrobien monet perusominaisuudet antavat kuitenkin aiheen olettaa, että metsätalous vaikuttaa mikrobilajistoon ennenkaikkea mikroilmaston, lahopuun määrän ja muun eliöstön muutoksien kautta.

Eniten tutkimustuloksia on toistaiseksi julkaistu eri metsänuudistamistimenpiteiden vaikutuksista mykorritsasienilajistoon. Vanhoissa metsissä on taimikoita runsaampi mykorritsalajisto. Varttuneen metsän mykorritsalajiston säilyttämiseksi suositellaan metsää uudistettaessa kapeita uudistusaloja tai runsaan suojuspuuston jättämistä uudistus- alalle.

Varsinkin ilmalevintäiset ja kasvillisuuden lehvästössä elävät mikrobit ovat herkkiä mikroilmaston muutoksille. Avomaan tai vesistön sekä metsän välinen reunavyöhyke ulottuu mikroilmastomittausten perusteella huomattavan syvälle metsään, pidemmälle kuin kasvillisuuden vaihtumisvyöhyke. Nykyisen metsänhoitokäytännön mukaisen uudistusalojen pienen koon ja runsaan tieverkon vuoksi on mikroilmaston suhteen reunavaikutuksista vapaa metsäala Suomessa todennäköisesti hyvinkin vähäinen.

Puiden mikrobisto vaihtelee puuyksilöiden välillä huomattavasti, ja puiden normaalimikrobiston monimuotoisuuden ylläpitämisen kannalta onkin tärkeää käyttää metsää uudistettaessa geneettisesti monimuotoista siemen- ja taimimateriaalia.

Mahdollisia uhkatekijöitä metsän mikrobidiversiteetille ovat lisääntyvä UV-säteily, lahopuun vähyys talousmetsissä sekä erilaiset ilman epäpuhtaudet teollisuus- ja asutuskeskuksien lähetyvillä.

Johdanto

Mikrobikäsite ei ole tarkasti määriteltävissä kuten monet muut eliöryhmiä kuvaavat nimitykset koska pienuus tai mikroskooppisuus on suhteellinen käsite. Lisäksi monet eliöt saattavat elää suuren osan elinkierrostaan mikroskooppisen pienimuotoisina mutta tietyissä oloissa muodostaa makroskooppisen kasvuston, kuten itiöemän. Biologian sanakirja (Tirri ym. 1993) määrittelee mikrobikäsitteen seuraavasti: ”*Yhteisnimi pieneliöille, joita ovat bakteerit, alkueläimet sekä monet sienet, kuten home-, ruoste-, limaja nokisienet. Toisinaan myös virukset luetaan mikrobeihin, vaikka ne eivät ole elollisia samassa mielessä kuin edellä mainitut.*”

Tutkimustuloksissa kuvataan mikrobidiversiteettiä yleensä lajimäärinä. Eri tutkimuksia vertailtaessa on otettava huomioon, että mikrobien lajikäsite poikkeaa kasvien ja eläinten lajikäsitteestä, koska bakteerit ja suuri osa sienistä eivät lisäännä suvullisesti. Aikaisemmin bakteerien taksonomia perustui pääasiassa eroavaisuuksiin niiden biokemiallisten ja varsinkin fysiologisten ominaisuuksien välillä. Patogeenien ja symbionttien lajinmääritys on usein perustunut isäntälajispesifisyyteen. Esimerkiksi jokainen *Xanthomonas* -suvun bakteerikanta, jolla oli muista poikkeava isäntäkasvilajisto, nimettiin aikaisemmin omaksi lajikseen (Vauterin ym. 2000). DNA-tekniikka on viime vuosikymmenien aikana kuitenkin mullistanut bakteerien lajinmäärityksen. Tuore bakteerisystematiikka perustuu yhä enemmän DNA-sekvensseihin. Yleisperiaatteena pidetään, että kahden bakteerilajin DNA-homologian tulee hybridisaatiokokeessa jäädä alle 30 % (Wayne ym. 1987). Toinen yleisesti käytetty kriteeri perustuu ribosomien RNA:ta koodaavan DNA:n

emäsekvenssiin; tämän tulee olla > 97 % identtinen saman lajin kantojen välillä. Käytännön kannalta merkittäväksi katsotuilla ilmiäsuominaisuuksilla on kuitenkin edelleenkin merkitystä bakteerisystematiikassa.

Sienten lajinkuvaukset perustuvat pääasiassa niiden itiöiden ja itiöemien morfologiaan. Monien sienien lajinmääritys on ongelmallista, koska niiden puhdasviljelmät eivät laboratorio-oloissa itiöi. Varsinkin mikrosienten (sieniä, joiden tunnistamiseen tarvitaan niiden itiöemien pienen koon vuoksi optisia apuvälineitä) osalta morfologiset merkkiominaisuudet eivät aina riitä lajien tunnistamiseen, ja usein jokin morfologisesti yhtenäinen sieniryhmä on osoittautunut pariutuskokeiden ja DNA:n merkkiominaisuuksien perusteella kahden tai useamman biologisen lajin ryhmäksi.

Vaikka mikrobien toiminta on välttämätöntä metsän toiminnalle ja vaikka mikrobisto sisältää mitä todennäköisimmin runsaasti toistaiseksi tuntemattomia bioteknisiä, lääketieteellisiä ym. käyttömahdollisuuksia, vain pieni osa metsän biodiversiteettitutkimuksesta kohdistuu mikrobeihin. Tämä johtuu mikrobien vaikeasta havaittavuudesta ja tunnistettavuudesta. Kaiken kaikkiaan metsän mikrobi ovat huonosti tunnettuja. Tarkkaan rajatun pienenkin kohteen, kuten kariketai kasvinäytteen mikrobilajiston selvitys voi vaatia yhden pitkälle koulututtuneen erityisosaajan vuoden työn. Niinpä arvioidaan, että tähän mennessä kirjallisuudessa kuvatut noin 69 000 sienilajia edustavat vain 5 % maapallon koko sienilajistosta (Hawksworth 1991, 1997). Bakteereista on lajikuvauksia julkaistu toistaiseksi vain noin 3800 lajista, kun bakteerilajien kokonaismääräksi on arvioitu 300 000–1 000 000 (Hammond 1992). Tämä arvio on kuitenkin hyvin epävarma, ja todellinen määrä voi olla

huomattavasti suurempikin. On esimerkiksi hyvinkin mahdollista, että jokaisella kasvi- ja eläinlajilla on vähintään yksi vain ko. lajissa esiintyvä bakteeriseuralainen, jolloin pelkästään näiden seuralaislajien lukumäärä olisi yli 1 000 000.

Yleiskatsauksia boreaalisen vyöhykkeen metsän mikrobidiversiteetistä ei liene aikaisemmin julkaistu. Tässä kirjoituksessa käsitellään pääasiassa mikrosienten monimuotoisuutta metsäluonnossa, koska metsän muiden mikrobien diversiteettiä on tutkittu hyvin vähän. Kirjallisuustietojen ja Metlan tutkimustulosten perusteella pohditaan mikrobien merkitystä puille ja mikrobien diversiteettiä boreaalisen metsän eri osissa. Vaikka monista metsäkasvillisuuden mikrobeista on julkaistu runsaasti tutkimustuloksia, mikrobien diversiteettiä käsittelevä kirjallisuus on edelleen hyvin suppeaa. Tämä johtuu ennenkaikkea siitä, että mikrobidiversiteetin määrittäminen on erittäin työlästä ja siksi kallista tutkimusta. Täten metsätalouden mikrobidiversiteettiin kohdistuvia vaikutuksia käsittelevä osa jää lyhyeksi ja perustuu osaksi mikrobien ominaisuuksien perusteella tehtyihin päätelmiin. Lopuksi käsitellään metsän mikrobidiversiteettiä mahdollisesti uhkaavia tekijöitä.

Mikrobien merkitys puille

Hajottajamikrobit

Mikrobeilla on keskeinen merkitys puiden ravinteiden saannissa. Mikrobit pysyvät liuottamaan ravinteita mineraaliaineksesta ja vastaavat suurelta osin eloperäisen aineksen hajottamisesta. Eloperäisen aineksen maatuessa osa siihen sitoutuneista ravinteista muuttuu jälleen puille käyttökelpoiseen muotoon. On monia kasviperäisiä yhdisteitä (esim. ligniini),

joita vain mikrobit kykenevät hajottamaan. Suurin osa kasviperäisestä karikkeesta on selluloosaa, ja sen hajotus tapahtuu boreaalisessa metsämaassa pääasiassa sienten toimesta. Osa hajoavan orgaanisen aineen ravinteista sitoutuu mikrobien biomassaan, joka on havu- ja lehtimetsissä useita satoja kiloja hehtaarilla (Martikainen ja Palojärvi 1990). Lahoavan puun kuiva-aineesta jopa kolmannes voi olla sienimassaa (Jones ja Worrall 1995).

Monet maaperän mikrobit tuottavat erilaisia orgaanisia happoja, jotka hitaasti liuottavat ja rapauttavat kiviainesta vapauttaen mm kalsiumia, fosforia, magnesiumia ym. ravinteita kasveille käyttökelpoiseen muotoon. Viime aikoina on kiinnitetty yhä enemmän huomiota mykorritsasienten merkitykseen mineraaliaineksen liuottajina.

Puiden normaalimikrobisto

Puiden normaalimikrobistoksi luetaan tässä yhteydessä sellaiset bakteerit ja sienet, jotka yleisesti esiintyvät puun pinnoilla tai solukoissa aiheuttamatta isäntäpuulle taudin oireita. Puiden mikrobien tutkimus on keskittynyt taudinaiheuttajiin ja mykorritsasiiniin, ja suuri osa normaalimikrobistosta on edelleen huonosti tunnettua.

Epifyyttimikrobit

Todennäköisesti kaikkien kasvien pinnoilla elää epifyyttimikrobeja (kuva 1). Pohjois-Amerikan länsirannikon douglaskuusten neulasissa on epifyyttimikrobeja arvioitu olevan 30 kg/ha ja oksissa 12–20 kg/ha. Niiden keskimääräinen elinaika on lyhyt, ja vuosittaiseksi biomassan tuotoksi arvioitiin 450 kg/ha (Carroll ym. 1980). Yleisesti ottaen niin juurten kuin lehvästönkin pinnoilla elävä runsas mikrobisto suoja puuta taudinai-

heuttajilta monin eri tavoin. Ne käyttävät kasvista erittyviä ravinteita tehokkaasti heikentäen muiden mikrobien elinmahdollisuuksia samassa pienympäristössä. Douglaskuusen neulas- ja oksaepifyyttimikrobien arvioidaan kuluttavan vuosittain yhteyttämistuotteita 900 kg/ha (Carroll ym. 1980). Lisäksi epifyytit voivat tuottaa muita mikrobeja haittaavia antibiootteja.

Epifyyttimikrobeilla on myös monia muita vaikutuksia, joista mainittakoon kaksi esimerkkiä. Kuusen vanhojen neulasten pinnoilla saattaa olla niin tiheä levä- ja mikrobipeite, että fotosynteesi voi vähentyä varjostuksen vuoksi jopa 40 % (Burg 1990). Epifyyttibakteerit voivat myös vaikuttaa kasvin pakkaskeskeytykseen. Monet bakteerit edistävät jääkiteiden muodostumista kasvien pintojen alijäähtyneessä vedessä, josta kiteytyminen voi levitä kasvin pintasoluk-

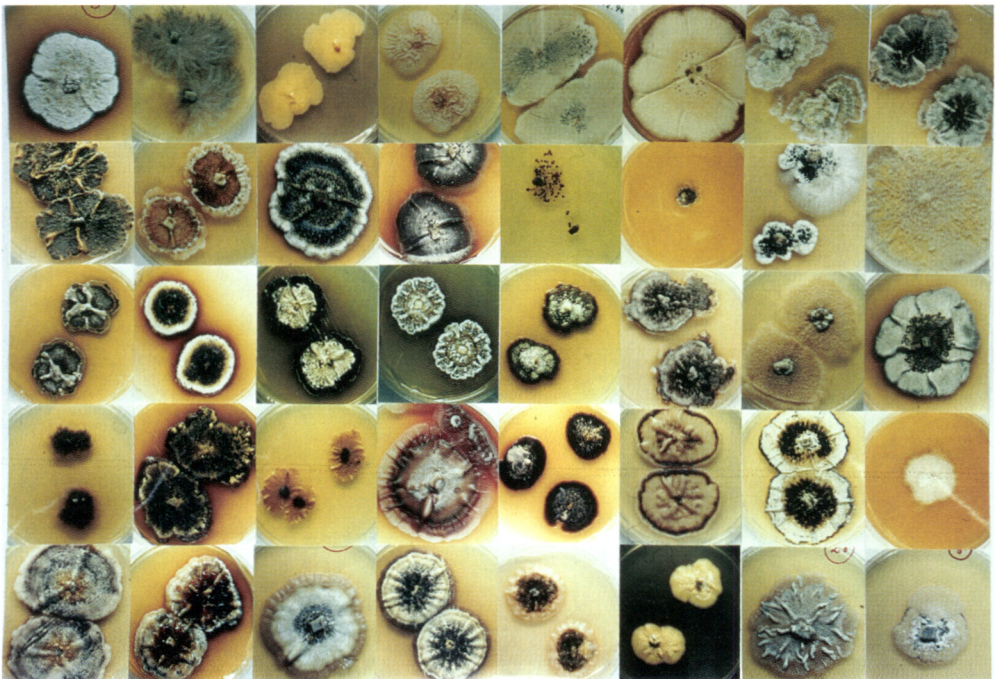


Kuva 1. Pyyhkäiselektronimikroskooppikuva kuusenneulasen pinnalla olevista sienirihmoista ja -itiöistä. (Kuva R.Valjakka)

koon aiheuttaen pakkasvaurioita korkeammassa lämpötilassa kuin tapahtuisi samoissa olosuhteissa ilman näitä bakteereita.

Endofyyttimikrobit

Endofyyteiksi kutsutaan mikrobeja, jotka elävät kasvin sisällä aiheuttamatta



Kuva 2. Kuusen terveistä neulasista eristettyjen endofyyttisienien monimuotoisuutta petri-maljoilla. Useimmista eristyksistä on kaksi pesäketä. Maljojen halkaisija on 9 cm. (Kuva M. Müller)

taudin oireita. Kasvien solukoissa elävien lukuisten mikrobien merkitys isäntäkasvilleen tunnetaan heikosti (kuva 2). Heinäkasvien endofyytit ovat parhaiten tunnettuja, sillä niitä on pitkään tutkittu monissa laboratorioissa sen jälkeen, kun näiden sienien havaittiin edistävän merkittävästi eräiden nurmikasvien (ruokonanadan ja englanninraiheinän) vegetatiivista kasvua mutta toisaalta aiheuttavan myrkytysoireita laiduntavalle karjalle (Bacon ym. 1975, Everest 1983). Endofyyttien merkitys luonnontilaisten heinien ekologialle on kuitenkin edelleen epäselvää (Saikkonen ym. 1998, 1999). Ilmeisesti osa kasvien endofyyttimikrobeista parantaa isäntänsä puolustuskykyä haitallisia mikrobeja ja hyönteisiä vastaan. Esimerkiksi eräs vuorijalavan nillassa elävä endofyyttisieni heikentää oleellisesti jalavalla elävien kaarnakuoriaisten lisääntymistä (Webber 1981). Kaarnakuoriaiset välttävät puita, joissa tätä sientä esiintyy. Koska kaarnakuoriaiset kuljettavat jalavatautia aiheuttavaa *Ceratocystis ulmi* -sientä, nämä endofyytit vähentävät isäntänsä alttiutta jalavataudille. Douglaskuusen neulasissa elävä endofyyttisieni *Rhizodocline parkeri* estää eräiden äkämäsääksien lisääntymisen neulasissa (Carroll 1988). Monet endofyytit ja heikot patogeenit edistävät puiden alaoksien kuolemista (Butin ja Kowalski 1990) ja parantavat näin puun teollista laatua.

Myös bakteereita esiintyy puiden solukoissa endofyytteinä, mutta niiden merkityksestä isännilleen ei tiedetä. Esimerkiksi hiljattain löydettiin useita eri bakteerilajeja suomalaisten mäntyjen silmujen meristeemisoluista (Pirttilä ym. 2000).

Mykorritsasienet

Symbioottista sienen ja kasvin juuren välistä assosiaatiota kutsutaan mykorritsaksi eli sienijuureksi. Lähes kaikilla



Kuva 3. Männyn mykorritsallinen lyhytjuuri (Kuva S.Timonen, HY)



Kuva 4. Nummitatin (*Suillus bovinus*) ja männynnityn muodostama mykorritsajuuristo. (Kuva S.Timonen, HY)

kasveilla esiintyy sienijuuria. Erityisen tärkeitä ne ovat havupuille (kuva 3). Mykorritsasienet voivat lisätä huomattavasti isäntäkasvinsa ravinteiden saantia ympä-

röivään maahan ulottuvalla rihmastolaan. Ne muodostavat metsämaassa laajan verkoston (kuva 4), joka luovuttaa puille vettä sekä fosfori- ja typpiyhdisteitä. Sieni puolestaan saa puilta yhteyttämistuotteita omaa kasvuaan varten. Mykorritsasienet kykenevät ottamaan typen orgaanisina yhdisteinä ennen kuin epäorgaaninen ammonium altistuu nitrifikaatiolle ja sen jälkeen voi poistua eri tavoin kasvien ulottumattomiin. Näin mykorritsat edesauttavat typen suljettua kiertoa metsässä. Mykorritsasienten merkitys puiden kasvulle ja terveydelle on suuri varsinkin karuilla mailla. Sienirihmaston kyky tunkeutua paljon pienempiin maahuokosiin kuin puiden juuret ja lisäksi sen suuri pinta-ala/biomassa - suhde mahdollistavat tehokkaamman ravinteiden hyödyntämisen maanesteestä kuin mihin juuret yksin kykenisivät. Samalla monet mykorritsat parantavat myös isäntäkasviensa kuivuudensietokykyä.

Mykorritsasienet lienevät jäkälien ohella merkittävimpiä suomalaisen metsämaan kiviaineksen liuottajia. Ne pystyvät kasvamaan suoraan kiven sisään. Yksittäisen mykorritsasienen rihman kyky kasvaa maasälpään on tosin hidasta (0,3–30 μm /vuosi), mutta rihmaston suuren tiheyden vuoksi voi kasvu olla tilavuutta kohden laskettuna luokkaa 150 m/dm³/vuosi (Jongmans ym. 1997). Sienten mineraaliainekseen tekemien mikrohuokosten kemiallisen ympäristön ei uskota olevan suorassa vuorovaikutuksessa ympäröivän maan kanssa. Tämä mahdollistaa ympäröivän maan maanesteen koostumuksesta riippumattoman ravinteiden otton kiviaineksestä. Esimerkiksi maanesteen pH:n ja alumiinipitoisuuden nousu ei todennäköisesti vaikuta juurisien ravinteiden ottoon kiviaineksen mikrohuokosista. Mykorritsasienet lisäänevätkin puiden mahdollisuuksia sietää maaperän happamoitumista (Jong-

mans ym. 1997). Kokeellisesti on voitu myös osoittaa mykorritsojen helpottavan isäntäkasvinsa raskasmetallistressiä (Jentschke ja Goldbold 2000).

Mykorritsasienet paitsi parantavat isäntänsä ravinteiden ottoa myös vaikuttavat kasvin juuriston taudinalttiuteen (Dehne 1982). Mykorritsasienet voivat vaikuttaa myös isäntänsä lehtien reaktioihin infektiotilanteissa (Shaul ym. 1999).

Mykorritsat saavat merkittävän osuuden (jopa useita kymmeniä prosentteja) isäntänsä yhteyttämistuotteista (Newman 1978). Osa yhteyttämistuotteista voi kulkeutua metsämaan mykorritsaverkostossa naapuripuille ja jopa eri puulajille. Voimakkaasti varjostettujen douglaskuusen taimien on todettu saavan useita prosentteja läheisten koivuntaimien yhteyttämistuotteista (Simard ym. 1997). On siis mahdollista, että varttuneet puut edesauttavat niiden varjossa elävien taimien alkukehitystä mykorritsojen välityksellä. Puiden juuristot saattavat mykorritsasienien välityksellä olla yhteydessä myös varpujen juuriin, sillä joidenkin varvuilla esiintyvien arbutoidimykorrhizasientien on todettu muodostavan ektomykorritsoja puiden juuriin (Molina ja Trappe 1982). Sama saattaa koskea varpujen erikoidimykorrhizasieniä.

Männyllä, kuusella ja koivulla esiintyvien mykorritsasienilajien määrä on valtava verrattuna puulajien määrään, ja onkin todennäköistä, että paikallisesti sopeutuneet mykorritsat helpottavat puun sopeutumista erilaisilla kasvupaikoilla ja mahdollistavat muutaman puulajin menestymisen monenlaisissa kasvuympäristöissä. Tropiikissa puulajeja on valtavasti, mutta mykorritsalajeja vähänlaisesti (Allen ym. 1995).

Niittykasvien monimuotoisuuden ja tuottavuuden on todettu riippuvan mykorritsamonimuotoisuudesta (van der Heijden ym. 1998). Eri mykorritsalajit

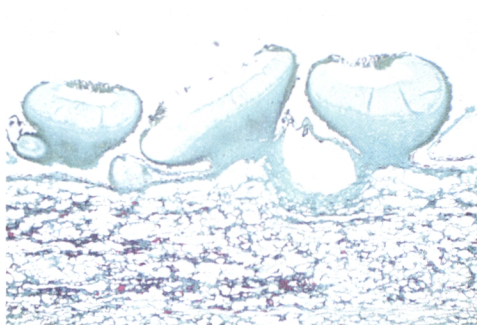
hyödyttävät eri kasvilajeja eri määrin. Kasvillisuuden biomassa ja lajiston määrä sekä maan mykorritsarihmaston määrä ja fosforinotto kyky kasvavat mykorritsalajiston kasvaessa. Kasvimassan tuotto yltää mykorritsojen avulla korkealle pienemmällä kasvilajistolla kuin vastaavissa olosuhteissa, joissa mykorritsat puuttuvat (Klironomos ym. 2000). Puuston kasvun ja mykorritsalajiston monimuotoisuuden riippuvuudesta ei ole tutkimustietoja.

Muut juuristomikrobit

Muiden juuriin assosioituneiden mikrobien kuin mykorritsa- ja patogeenisien merkityksestä isäntäkasvilleen tiedetään edelleen vähän. Tutkimuksissa on kuitenkin käynyt selväksi, että mykorritsojen lisäksi muillakin juuriston mikrobeilla voi olla merkittävä vaikutus kasvin kasvuun ja menestymiselle. Esimerkiksi puiden siementen käsittely valikoidulla bakteeripuhdasviljelmällä ennen kylvöä on edistänyt siementen itämistä, taimien kasvua ja parantanut taimien juurien terveyttä (Reddy ym. 1997, Enebak ym. 1998). Onpa siementen bakteeriympäys vähentänyt männyn taimien alttiutta valkomännyn tervasrosolle (white pine blister rust) (Enebak ja Carey 2000). Bakteereilla on täten aikaansaatu systeemistä resistenssiä. Lisäksi tietyt bakteerikannat voivat huomattavasti edistää mykorritsanmuodostusta taimien juuristoon ja sitä kautta parantaa taimien kasvua (Garbaye 1994, Gagnon 1996) sekä ehkäistä juuristopatogeeneja (Becker ym. 1999).

Taudinaiheuttajat

Suurin osa suomalaisten puiden taudinaiheuttajista ovat sieniä. Tunnetuimpia sienitauteja ovat männyllä esiintyvät versosurma (kuva 5), tyvitervastauti, tervasroso, männynversoruoste ja harmaaka-



Kuva 5. Värjätty ohutleike männyn kuoresta, jossa surmakan (versosurmaa aiheuttava kotelosieni) itiömaljoja. Maljat ovat luonnossa paljain silmin erottuvia, halkaisijaltaan noin millimetrin kokoisia mustia pisteitä. (Kuva T. Kurkela, Metla)

riste, kuusella tyvilaho ja kuusen suopursuruoste sekä koivulla koivunruoste ja lehtilaikut. Näistä tyvilahon aiheuttamat taloudelliset tappiot Etelä-Suomen kuusikoissa ovat merkittävimmät: noin 100–200 milj. mk vuosittain (Hänninen ym. 1999). Suomalaisissa puissa on tavattu satakunta taudinaiheuttajamikrobilajia, mikä kuitenkin on pieni määrä verrattuna puiden normaalimikrobilajistoon.

Vaikka patogeenimikrobien lajimäärä on suppea verrattuna metsän koko mikrobistoon, patogeenit vaikuttavat merkittävästi metsän rakenteeseen ja toimintaan ja muiden eliöryhmien diversiteettiin (Hansen 1999). Yksittäisen patogeenimikrobilajin vaikutukset voivat olla dramaattisia, mikäli ne pääsevät leviämään alkuperäiseltä levinneisyysalueeltaan uusiin elinympäristöihin. Tällaista lajia kutsutaan uudella esiintymisalueellaan eksoottiseksi patogeeniksi (kuva 6). Esimerkkinä mainittakoon *Phytophthora cinnamomi* -leväsienien aiheuttama lähes totaalituho laajoilla metsäalueilla Länsi-Australiassa (Podger 1972). Länsi-Australian Jarrah-metsät ovat kasvistoltaan monimuotoisia, mutta kaikki sen puuvartiset kasvit ovat vastustuskyvyttömiä



Kuva 6. Valkomännyn tervasrosoa aiheuttavan sienen (*Cronartium ribicola*) kesäitiö- ja talvi-itiöpesäkkeitä mustaviinimarjanlehden alapinnalla. Viinimarja on sienen väli-isäntä, josta sieni leviää talvi-itiöillään mäntyyn. Sieni on levinnyt Euroopasta Pohjois-Amerikkaan viime vuosisadan alussa ja tappanut siellä valkomännyn laajoilta alueilta. (Kuva T. Kurkela, Metla)

P. cinnamomille. Tämän sienen alkupe-
räinen elinalue lienee Itä-Aasia, mahdol-
lisesti Taiwan (Ann ja Ko 1985). Alku-
peräisellä levinneisyysalueellaan pato-
geenia kutsutaan endeemiseksi. Yleensä
ottaen eksoottisten patogeenien olet-
etaan vähentävän metsän diversiteettiä,
kun taas endeemisten patogeenien usko-
taan lisäävän sitä (Hansen 1999). Ek-
soottisenkaan patogeenin vaikutus ei
kuitenkaan aina ole metsän eliödiversi-
teettiä pienentävä. Jos patogeeni on laji-
spesifinen ja isäntälaji hyvin runsaslu-
kuinen, sekä isäntälajin korvaava eliöyh-
teisö monilajinen, lisää eksoottinenkin
patogeeni paikallisesti diversiteettiä.
Edellämainittu *P. cinnamomi* on USAn
kaakkoisosissa lyhytneulasmännyn (*Pi-
nus echinata*) valtaamalla pelloilla lisän-
nyt kasvilajistoa tappamalla osan män-
nyistä (Hansen 1999).

Uusien patogeenien ilmestyessä jol-
lekin alueelle oletetaan yleensä niiden
tulleen sinne muualta esim. ihmisen kul-
jettamien kasviainesten mukana. Eng-
lannissa havaittiin 1990 -luvulla aiem-
min tuntematon tauti tervaleppällä, jonka

aiheuttajan epäillään syntyneen kahden
lähisukuisen sienen risteytyttyä (Brasier
ym. 1999, Lilja 2000). Kuolevien leppi-
en rungoista eristetyllä uudenaikaisella
Phytophthora-sienellä on sekä hedelmä-
puilla tunnetun *P. cambivoran* että man-
sikalla ja vadelmalla tautia aiheuttavan *P.
fragariae* -sienen ominaisuuksia. Suur-
ten tervaleppien kuollessa jokipenkoilta
ja korvautuessa jokea tehokkaasti varjos-
tavilla pajuilla, vähenevät joella esiinty-
vät hyönteispopulaatiot (mahdollisesti
myös lajimäärä), mikä puolestaan vai-
kuttaa joen kalalajistoon. Nyt tätä uutta
tautia tavataan jo monessa Euroopan
maassa.

Typeä sitovat bakteerit

Vaikka typpilaskeuma on lisääntynyt vii-
me vuosikymmenten aikana, typen saa-
tavuus rajoittaa puiden kasvua suuressa
osassa Suomen metsiä. Vain tietyt bak-
teerit kykenevät sitomaan ilmakehän
typeä. Tehokkaimmat metsän typensi-
tojat ovat palkokasvien ja leppäjuurinsy-
tyräbakteerit. Lisäksi monet vapaasti
elävät juuristobakteerit ja saprofyytit ky-
kenevät sitomaan typeä. Vapaasti elävi-
en bakteerien (so. muiden kuin juurinsy-
tyräbakteerien) merkitystä metsän ty-
penkierrolle on vaikea mitata, mutta bo-
reaalisen vyöhykkeen metsissä se on to-
dennäköisesti merkittävin ilmakehän ty-
pen sidontatapa, koska palkokasveja ja
leppiä on näissä metsissä vähän. Esimer-
kiksi amerikkalaisessa lysimetreissä teh-
dyssä kenttäkokeessa todettiin typen li-
sääntyneen mäntykoealalla 50 kg/ha
vuosittain. Lisäys voitiin selittää vain va-
paasti elävien bakteerien typensidonnal-
la. Kenttäkokeen tervaleppäkoaloilla
typpi lisääntyi 270 kg/ha/v, mikä selittyi
epäilemättä leppien juurinsytyräbaktee-
rien tehokkaalla typensidonnalla (Bor-
mann ym. 1993).

Metsän eliölajeista suuri osa mikrobeja

Maaperä

Maaperän mikrobiyhteisö lienee kaikista tunnetuista eliöyhteisöistä runsaslajisin ja toiminnaltaan monimuotoisin. Tutkimuskohteena se on lähes toivoton valttavan lajikirjonsa ja monimutkaisten vuorovaikutussuhteittensa vuoksi. Suurin osa metsän mikrobeista elää maaperän eloperäisessä pintakerroksessa. Esimerkiksi erään tanskalaisen pyökkimetsän viljeltävissä olevista bakteereista yli 90 % löytyi karikkeesta ja maasta (Jensen 1971). Arvioidaan, että vain joka tuhanne tai vieläkin harvempi maaperän bakteereista kasvaa keinoalustalla eli voidaan eristää puhdasviljelmänä määritettäväksi. Vaikeasti kasvatettavien joukossa ovat lukuisat vain hapettomassa ympäristössä elävät, ns. anaerobiset bakteerit. Viime vuosina voimakkaasti kehittyneet molekyylibiologiset, DNA:n rakenteeseen perustuvat menetelmät luovat uusia mahdollisuuksia kaikkien mikrobien, myös tavanomaisilla keinoalustoilla kasvamattomien, lajistotutkimukselle.

Jonkinlaista suuntaa maaperän mikrobidiversiteetistä saadaan eräästä norjalaisitutkimuksesta, jossa DNA-menetelmää käyttäen arvioitiin pyökkimetsän 30 g:n multanäytteessä olevan 4000 täysin erilaista bakteerigenomia. Maagrammaa kohden laskettiin samasta maasta mikroskopoimalla $1,5 \times 10^{10}$ bakteeria ja eristettyinä puhdasviljelmänä $4,3 \times 10^7$ bakteeria (Torsvik ym. 1990). Jos määritetään bakteerilajiksi ryhmä bakteereita, joiden DNA-homologia on $> 70\%$ (Wayne ym. 1987), vastaa norjalaisten tulos 20 000–40 000 lajia grammassa maata (Tiedje 1995). Luvut ovat valttavia, kun otetaan huomioon, että bakteerilajeja on kuvattu kaiken kaikkiaan alle 4000.

Maaperän humus vaikeuttaa DNA:n puhdistusta maanäytteestä, ja norjalaisten käyttämä menetelmä on altis monille häiriötekijöille. Siksi tulosten tarkkuutta ei tiedetä. DNA:n puhdistus maaperänäytteistä on edelleen hankalaa. Ei ole pystytty selvittämään, kuinka paikallista maaperän mikrobilajisto on. Toisin sanoen mikrobilajiston riippuvuus mitta-kaavasta on edelleen tuntematon. Näinollen voidaan vain arvuutella, missä määrin esim. Suomen metsissä on ainutlaatuisia bakteerikantoja tai -lajeja. On mahdollista, että mikrobien runsaus ja pienuudesta johtuva alttius leviää tuulen mukana pitkiäkin matkoja on johtanut vähäisempään alueelliseen vaihteluun kuin makroskoopilla ilmaväliin kyvyttömällä eliöllä. Tähän viittaa Englannissa tehty tutkimus, jossa yhden ainoan lammen sedimentin *Paraphysomonas*-suvun flagellaattien (yksisoluisia leviä) lajisto sisälsi suuren osan eri puolilla maailmaa esiintyvistä lajistosta (Finlay ja Clarke 1999). Pienestä 25,2 µl:n näytteestä määritettiin 32 lajin suhteelliset määrät. Aineistoa verrattiin 73 aikaisemman julkaisun tietoihin ko. flagellaattisuvun lajien esiintymisestä muualla ympäri maapalloa. Julkaisuissa oli kuvattu yhteensä 41 lajia, eli vain 9 lajia enemmän kuin yhden lammen 25,2 µl:n näytteestä. Lisäksi näytteen lajin suhteelliset määrätkin vastasivat muualla maailmassa saatuja tuloksia. Flagellaattien paikallisen diversiteetti on siis suuri, mutta alueellinen ja globaalinen vaihtelu pieni. Sama saattaa päteä maaperäbakteereihin ja maaperäsieniin. Sen sijaan kasveissa elävän sienilajiston tiedetään vaihtelevan maantieteellisesti (esim. Korhonen ym. 1998, Müller ja Hantula 1998, Vainio ja Hantula 2000).

Ikkuna 6: Onko maaperän eliödiversiteetti ylenpalttista?

Mikrobien on esitetty sisältävän toiminnallisesti ylenmäärin samankaltaisuutta (Tiedje ym. 1989), minkä mukaan maaperän monipuolinen toiminta ei häiriintyisi, vaikka osa lajeista katoaisikin. Joidenkin tuoreiden tutkimustulosten perusteella tämä näyttäisi pieneläindiversiteetin osalta pitävän paikkansa (Huhta ym. 1998, Laakso ja Setälä 1999). Puun taimien kasvusta (astiakokeessa ja keinovalossa) päätellen toimii maa hämmästyttävän vähäisellä pieneläinlajistolla, ja avainlajiksi on paljastunut vajaan millin mittainen änkyrimato *Cognettia sphagnetorum*. Jatkotutkimuksissa selvinnee, voidaanko tuloksia yleistää luonnon olosuhteisiin, missä kirjo maalajin, kasvilajiston, topografian ym. suhteen on suuri. Jää myös selvitettäväksi, kuinka suuri merkitys pieneliödiversiteetillä on maaperän humuksen muodostumiseen, eliöyhteisön vakauteen ja mukautumiskykyyn. Kasvien kasvu astiakokeissa saattaa kuvastaa pelkästään typen nettomineralisaatiota.

Eläin- ja kasviekologiasta tunnetaan esimerkkejä, joissa eliöyhteisön kokonaisvaihtelu (biomassa, yksilömäärä ym.) tutkittavana ajanjaksona on pieni, vaikka lajistollisen rakenteen vaihtelu on suuri (Micheli ym. 1999). Menetelmällisistä vaikeuksista johtuen ei maaperän bakteerien ja sienten lajistollisen rakenteen ja maaperän toiminnallisten muuttujien välisiä vuorovaikutuksia ole toistaiseksi voitu perusteellisesti tutkia. Muista hyvin monimuotoisista bakteeriyhteisöistä on sen sijaan saatu mielenkiintoisia tuloksia. Esimerkiksi jätteiden energian hyö-

dyntämiseen käytetyissä metaanireaktoreissa tiedetään mikrobilajiston vaihtelevan paikallisesti ja ajallisesti suuresti, jopa kaoottisella tavalla ilman, että tämä vaihtelu vaikuttaa reaktorin helposti havaittavaan toimintaan, so. metaanin tuottoon ja H^+ -konsentraatioon (Fernandez ym. 1999). Tulokset viittaavat siis siihen, että hyvinkin monipuolinen ja lajistoltaan epävakaa bakteeristo pystyy kuitenkin vakaseen orgaanisen aineen hajotukseen.

Kasvidiversiteettiä ja nilviäisdiversiteettiä kenttäolosuhteissa tutkittaessa on paljastunut diversiteetin merkitys yhteisön vakaudelle (Tilman ym. 1994, 1996, Berlow 1999). Samanlaisia tuloksia on saatu mikrokosmoskokeissa pieneliöstön hajotustoimintaa tutkittaessa (McGrady-Steed ym. 1997). Toistaiseksi tehdyt tutkimukset eivät viittaa siihen, etteikö sama voisi päteä metsän mikrobiyhteisöihin. Maaperän suuri mikrobidiversiteetti selittyyneen ennen muuta maaperän ns. ekolokeroiden monimuotoisuudella. Kullekin lajille löytyy oma lokeronsa, jossa juuri se pystyy selviytymään tehokkaammin kuin mikään muu eliö.

Kuten monet muutkin eliöyhteisöt, myös sieniyhteisöt koostuvat tyypillisesti muutamasta hyvin yleisestä lajista ja suuresta määrästä satunnaisia lajeja (esim. Petrini ym. 1990, Renvall 1995, Dahlberg ym. 1997, Müller ja Hallaksela 1998, Goodman ja Trofymow 1998, Collado ym. 1999, Stendell ym. 1999). Satunnaisten lajien merkitys ravinteiden kierrolle saattaa olla tällä hetkellä pieni ja mahdollon mitata, mutta olosuhteiden muuttuessa on yh-

teisen kyettävä mukautumaan uuteen tilanteeseen. Suuri määrä harvinaisia lajeja sisältää sen geenireservin, jonka turvin yhteisö mukautuu muuttuviin olosuhteisiin (Frost ym. 1995, Bengtsson 1998). Olosuhteet saattavat lyhyessäkin ajassa vaihdella esim. karikkeen määrän ja laadun muuttuessa mm. metsänhakkuun tai kulon jälkeen, tai vaikkapa virusepidemian levitessä johonkin dominoivaan mikrobilajiin. Täten ei harvinaisten mikrobilajien joukkoakaan voi pitkällä aikavälillä olettaa turhaksi maaperän toiminnan kannalta.

Kirjallisuus

- Bengtsson, J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10: 191–199.
- Berlow, E.L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398: 330–334.
- Collado, J., Platas, G., González, I. & Peláez, F. 1999. Geographical and seasonal influences on the distribution of fungal endophytes in *Quercus ilex*. *New Phytologist* 144: 525–532.
- Dahlberg, A., Jonsson, L. & Nylund, J.-E. 1997. Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Canadian Journal of Botany* 75: 1323–1335.
- Fernandez, A., Huang, S.Y., Seston, S., Xing, J., Hickey, R., Criddle, C. & Tiedje, J. 1999. How stable is stable? Function versus community composition. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 3697–3704.
- Frost, T.M., Carpenter, S.R., Ives, A.R. & Kratz, T.K. 1995. Species compensation and complementarity in ecosystem function. *Julkaisussa: Jones, C.G. & Lawton, J.H. (toim.). Linking Species and Ecosystems. Chapman and Hall, London. s. 224–239.*
- Goodman, D.M. & Trofymow, J.A. 1998. Comparison of communities of ectomycorrhizal fungi in old-growth and mature stands of Douglas-fir at two sites on Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 574–581.
- Huhta, V., Persson, T. & Setälä, H. 1998. Functional implications of soil fauna diversity in boreal forests. *Applied Soil Ecology* 10: 277–288.
- Laakso, J. & Setälä, H. 1999. Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs. *Oikos* 87: 57–64.
- McGrady-Steed, J., Harris, P.M. & Morin, P.J. 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature* 390: 162–165.
- Micheli, F., Cottingham, K.L., Bascompte, J., Bjørnstad, O.N., Eckert, G.L., Fischer, J.M., Keitt, T.H., Kendall, B.E., Klug, J.L. & Rusak, J.A. 1999. The dual nature of community variability. *Oikos* 85: 161–169.
- Müller, M.M. & Hallaksela, A.-M. 1998. Diversity of Norway spruce needle endophytes in various mixed and pure Norway spruce stands. *Mycological Research* 102: 1163–1168.
- Petrini, O., Hake, U. & Dreyfuss, M.M. 1990. An analysis of fungal communities isolated from fruticose lichens. *Mycologia* 82: 444–451.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1–51.

Stendell, E.R., Horton, T.R. & Bruns, T.D. 1999. Early effects of prescribed fire on the structure of the ectomycorrhizal fungus community in a Sierra Nevada ponderosa pine forest. *Mycological Research* 103: 1353–1359.

Tiedje, J.M., Colwell, R.K., Grossman, Y.C., Hodson, R.E., Lenski, R.E., Mack, R.N. & Regal, P.J. 1989. The planned introduction of genetically en-

gineered microorganisms: ecological considerations and recommendations. *Ecology* 70: 298–315.

Tilman, D. & Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363–365.

—, Wedin, D. & Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718–720.

Juuristo

Mykorritsasienet tunnetaan puiden juuriston sienistä parhaiten. Itiöemäinventointien ja DNA-tunnistusten perusteella puhtaissa mänty- ja kuusimetsissä esiintyy 20–35 ektomykorritsalajia 100 m²:lla (Bruns 1995). Pelkillä itiöemätutkimuksilla voidaan havaita vain pieni osa maaperän sienistä, koska monet lajit eivät muodosta edes usean vuoden välein maanpäällisiä helposti havaittavia itiöemiä. Esimerkiksi Ruotsissa löytyi vanhan kuusikon maasta 100 m² kokoiselta alueelta 25 geneettisesti erilaista mykorritsaryhmää, joista vain puolet voitiin tunnistaa joksikin lajiksi vertailemalla niiden DNA-merkkiomaisuuksia saman alueen maanpäällisten itiöemien vastaaviin (Dahlberg ym. 1997). Tutkimuksen DNA-menetelmin analysoitu näyteaineisto koostui 10 maanäytteestä, joiden ala oli yhteensä vain 22,5 cm²:n kokoinen.

Amerikassa on douglaskuusella arvioitu esiintyvän noin 2000 ektomykorritsasienilajia (Trappe 1977). Ruotsissa on männyllä, kuusella, rauduskoivulla ja hieskoivulla laskettu esiintyvän yhteensä 500–1000 ektomykorritsasienilajia (Haltingbäck 1994). Todellisuudessa määrä

lienee huomattavasti suurempi päätellen DNA-menetelmin tehdyistä havainnoista, joiden mukaan puolet puiden geneettisesti erilaisista mykorritsaryhmistä eivät muodosta havaittavia maanpäällisiä itiöemiä (Gardens ja Bruns 1996, Dahlberg ym. 1997). Huolimatta mykorritsojen moninaisista vaikutuksista puiden elinvoimaisuuteen ei niiden diversiteetin toiminnallista merkitystä puiden kannalta ole selvitetty. Mykorritsalajiston monimuotoisuus ei korreloi maantieteellisesti tarkasteltuna metsän kasvilajiston monimuotoisuuden kanssa (Allen ym. 1995); mykorritsalajiston monimuotoisuus ei kasva arktisilta alueilta tropiikkiin päin mentäessä kuten kasvilajiston monimuotoisuus.

Puiden juuriin on assosioitunut paitsi mykorritsasieniä myös muita endofyyttisiä ja epifyyttisiä sieniä sekä monenlaisia bakteereita (kuva 7). Holdenrieder ja Sieber (1992) eristivät kuuden baijerilaisen kuusen hienojuurista 120 erilaista taksonomista sieniryhmää. Bakteerilajisto on todennäköisesti vielä huomattavasti runsaampi. Vaikka bakteeritiheys juuriston välittömässä läheisyydessä ylittää ympäröivässä maaperässä olevan tiheyden (Timonen ym. 1998), bakteerien diversiteetti on DNA-menetelmillä tehdyn



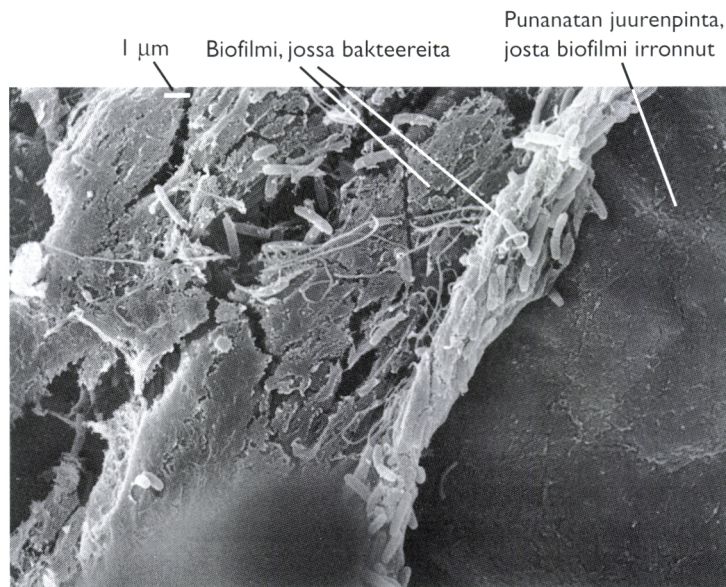
Näytteen preparoinnissa juuripinnalta irronnutta biofilmiä

Bakteereita

Sienirihma

10 µm

Kuva 7. Bakteereita ja sienirihmoja koivun juuren pinnalla. Kuvas-
sa näkyy myös näytteen
preparoinnissa juurenpinnalta irron-
nutta biofilmiä, so. eri-
laisten bakteerien ja
niiden erittämän po-
lysakkaridiliman muo-
dostama elävä kalvo-
mainen yhteisö. Pyyh-
käiselektronimikro-
skooppiokuva. (Kuva
Eeva-Liisa Nurmiaho-
Lassila, HY)



1 µm

Biofilmi, jossa bakteereita

Punanatan juurenpinta,
josta biofilmi irronnut

Kuva 8. Juurenpinnan
biofilmiä punanatala.
Pyyhkäiselektronimik-
roskooppiokuva. (Kuva
Eeva-Liisa Nurmiaho-
Lassila, HY)

tutkimuksen mukaan pienempi juuren
pinnassa kuin ympäröivässä maassa
(Marillery ym. 1998) (kuva 8).

Puiden maanpäälliset osat

Suomen pääpuulajeilla elää monia epi-
fytti- ja endofyyttisienilajeja (Hallakse-
la 1993, Helander ym. 1993, 1994, Min-

ter 1994, Livsey 1995, Kowalski ja Kehr
1996, Petrini ja Fisher 1988, Petrini
1996, Müller ja Hallaksela 2000, Paavo-
lainen ym. 2000). Erityisen paljon mik-
robeja elää neulasten ja lehtien pinnoilla.
Esimerkiksi pyökin lehdistä löydettiin
tanskalaisessa tutkimuksessa perinteistä
eristysmenetelmää käyttäen noin 10^6
bakteeria grammassa (Jensen 1971).

Morfologialtaan ne voitiin jakaa kymmeneen eri ryhmään, mikä viittaa lajistoon olevan monimuotoista. Omenapuun lehdistä on löydetty eräissä tutkimuksissa 120 morfologisesti tunnistettavaa sienilajia (Andrews ja Kinkel 1986). Yksittäisillä lehdistä esiintyi 10–20 lajia. Epäilemättä yksittäisten niin lehti- kuin havupuidenkin lehvästössä elää satoja mikrobilajeja.

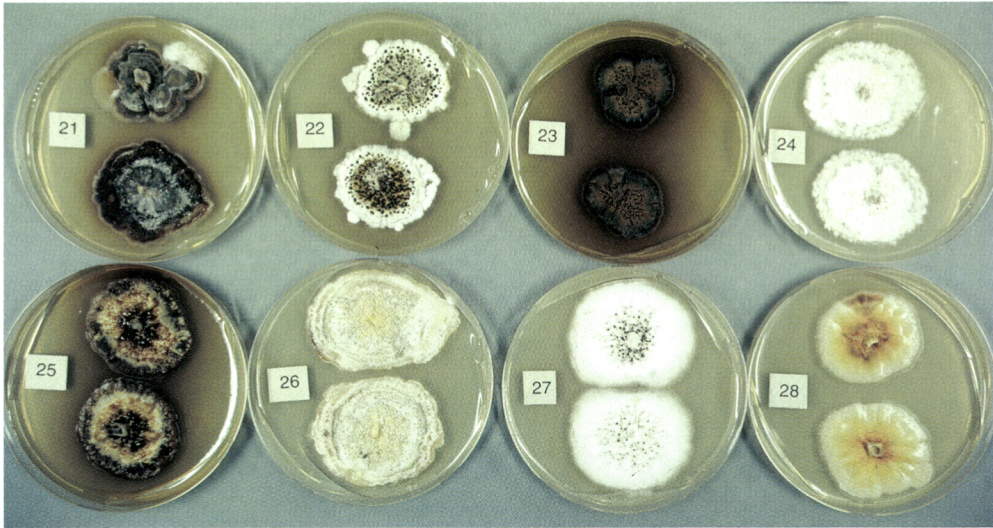
Useimmat puiden normaalimikrobiston mikrobilajeista ovat vielä tunnistamatta ja nimeämättä. Tämä vaikeuttaa mikrobidiversiteetin tutkimista perinteistä morfologiaan perustuvaa taksonomiaa käyttäen. Mikrobien diversiteetin tutkimusta ei ole kuitenkaan välttämättä tehdä lajien morfologisen tunnistuksen kautta, vaan kysymystä voidaan lähestyä myös molekyylibiologisin ja kemotaksonomisin menetelmin. Rasvahappojen ja sterolien pitoisuuksien määrittämiseen eli ns. FAST-profiileihin perustuvaa kemotaksonomista menetelmää on käytetty aikaisemmin monien patogeenien ja endofyyttien tunnistamiseen (Müller ja Hallaksela 1994, Müller ym. 1995, Müller ja Uotila 1997, Müller ja Hallaksela 1998a, Müller ja Hantula 1998).

Kuusen mikrobidiversiteetti

Metsäntutkimuslaitoksella määritettiin yhden terveen kuusen maanpäällisten osien mikrosienidiversiteetti käyttäen kemotaksonomista menetelmää (Müller ym. 1994, Müller ja Hallaksela 1998b). Varttuneesta sekametsästä Tuusulan Ruotsinkylässä valittiin yksi kymmenmetrinen 61-vuotias kuusi, jonka oksat ulottuivat lähes maanpintaan asti (Müller ja Hallaksela 2000). Neulas- ja oksanäytteitä otettiin samassa suhteessa kuin ne jakautuivat eri ikäluokkiin, pohjois- ja eteläsuuntaan sekä eri korkeuksiin. Rungosta otettiin näytteet metrin välein sahatuista kiekkoista. Näytteistä saatiin vil-

jeltyä 666 sieni- ja viisi bakteeripuhdasviljelmää. Sienipuhdasviljelmät jaettiin niiden FAST-profiilien perusteella kemotaksonomisiin luokkiin (so. OCTU = operational chemotaxonomic unit), joiden sisäinen vaihtelu vastaa useiden kuudessa elävien hyvin tutkittujen sienilajien keskimääristä lajinsisäistä vaihtelua. Eristetyt 666 sienipuhdasviljelmää jakautuivat 99 OCTUun. Kemotaksonomisten luokkien määrän riippuvuudelle näytemäärästä laskettiin malleja, joiden perusteella koko puun sienistön OCTUjen määräksi arvioitiin yli 170. Koska kemotaksonomisten luokkien sisäinen vaihtelu vastasi useiden tunnettujen sienilajien lajinsisäistä vaihtelua, tutkitun puun voidaan todeta elättäneen lähes parisataa sienilajia maanpäällisissä osissaan. Kaksi kolmasosaa tästä lajistosta elää neulasten pinnoilla epifyytteinä. Sieniä löytyi runsaasti myös neulasten sisältä (kuva 9), oksista sekä rungon nilasta ja puusta. Metsikkötasolla lajisto on todennäköisesti moninkertainen. Esimerkiksi kahdeltatoista koelalta Etelä-Suomessa löytyi yhteensä 81 neulasendofyytti-OCTUa (Müller ja Hallaksela 1998a), mikä on seitsenkertainen määrä yhdestä Ruotsinkylän kuusesta löydettyyn määrään verrattuna. Vaikka bakteereita voitiin eristää vain satunnaisesti, niitä voi todellisuudessa kuitenkin esiintyä runsaasti, jos tarjotuilla keinoalustoilla kasvamaan kykenemättömien osuus on suuri.

Monien suvullisesti lisääntyvien sienten lajinsisäinen diversiteetti on suuri ja yksilömäärä puuta kohden valtava. Esimerkiksi kuusen yleisin neulasendofyytti, *Lophodermium piceae*, esiintyy 15–85 %:ssa neulasista (Müller ja Hallaksela 1998a), ja yksittäisissä täysin terveen näköisissä neulasissa voi olla yli kolmekymmentä eri *L. piceae* -yksilöä (Müller ym. 2001a). Kun varttuneessa



Kuva 9. Mikrobimonimuotoisuutta kuusenneulasissa. Kuvassa näkyy yhdestä terveestä vihreästä kahden vuoden ikäisestä kuusenneulasesta eristettyjä endofyyttisiä sieniä. Neulasen pinnalla kasvavat mikrobit tapettiin, ja neulanen leikattiin 0,2 mm:n paksuisiksi siivuiksi. Useista peräkkäisistä siivuista voitiin eristää kustakin yksi mikrosieni, jotka kaikki ovat eri yksilöitä. Kullakin maljalla on kaksi saman sienen pesäkettä, ja numerot maljoilla viittaavat siivun järjestykseen neulasen tyveltä laskettuna. Terveestä kuusenneulasesta voi löytyä kymmeniä geneettisesti erilaisia sieniyksilöitä (Müller ym. 2001). (Kuva M. Müller)

kuudessa on useita kymmeniä miljoonia neulasia, voi yhden kuusiyksilön *L. piceae* -määrä nousta jopa yli sadan miljoonan.

Metsän mikrobidiversiteetin keskittymät

Tämänhetkisen tietämyksen perusteella voidaan mainita viisi mikrobilajistoltaan hyvin monimuotoista ympäristöä: maaperän eloperäinen kerros, kasvien lehtien pinnat, jäkälät sekä eläinten pinta ja suolisto. Maaperän ja lehtien mikrobisto on käsitelty edellisissä kappaleissa, ja tässä keskitytään jäkälien ja eläinten mikrobistoon.

Petrini ym. (1990) eristivät sieniä *Cladonia*- ja *Stereocaulon*-jäkälistä Saksassa. Hehtaarin alalta kerätyistä

seitsemästätoista yhden gramman kokoisesta näytteestä saatiin yli 4000 puhdasviljelmää, joista tunnistettiin 506 morfologisesti erilaista sienityyppiä. Huomattava osa havaituista sienityypeistä esiintyi jäkälissä satunnaisesti. Vähintään kahteen kertaan löytyi ”vain” 166 sienityyppiä. Näistä ainoastaan osa saatiin itoimään taksonomista tunnistusta varten, mutta niistäkin voitiin nimetä 62 lajia. Yksittäisistä näytteistä löytyi enimmillään 90 erityyppistä sienipuhdasviljelmää. Kun otetaan huomioon, ettei kaikkia sieniä todennäköisesti saatu eristetyksi puhdasviljelminä, tutkimustulosta voidaan pitää varovaisena arviona. Todellinen lajimäärä voi olla huomattavasti suurempi.

Hyönteisten mikrobisto on edelleen melko tuntematon, mutta eräiden tutkimusten perusteella hyvin monimuotoinen varsinkin kun otetaan huomioon

hyönteisten suuri lajimäärä. Kovakuori-
aisten ja kärpästen ulkopinnasta on tähän
mennessä tunnistettu 1855 *Laboulbenia-*
les-heimon lajia, ja maapallolla ko. hei-
mon lajeja arvioidaan olevan yhteensä
10 000–50 000 (Hawksworth ja Ross-
man 1997). Kaarnakuoriaiset ovat tun-
nettuja sinistäjäsiementen levittäjiä. Kaar-
nakuoriaiset kuljettavat itiöitä sekä suo-
listossaan, ulkopinnassa olevissa itiöko-
loissa eli mykangioissa, että myös lois-
punkkiensa mukana. Yksittäisten lois-
punkkien pinnalta on tunnistettu jopa
seitsemän eri sienilajin itiöitä (Moser
ym. 1989). Hyönteisten suoliston mikro-
beja on jonkin verran kuvattu, mutta yh-
denkään suomalaisen hyönteisen suoliston
mikrobilajistosta ei ole tehty kokonaisselvitystä. Epäilemättä jokaisen
hyönteisen suolistosta löytyy vähintään
kymmeniä sieni- ja bakteerilajeja. Jos
kunkin hyönteisen suolistossa ja ulko-
pinnalla esiintyisi muutamakin lajispesi-
finen mikrobilaji, hyönteisiin assosioitu-
nut mikrobilajisto olisi valtava, esiintyy-
hän maassamme yli 20 000 hyönteislajia
(Rassi ym. 1992).

Metsänhoidon vaikutukset mikrobidiversiteettiin

Keskeiset metsänhoidosta riippuvat tekijät

Koska mikrobeja on niin maaperässä
kuin ilmassa sekä todennäköisesti kaik-
kien monisoluisien eliöiden sisällä ja
pinnoillakin, on selvää, että jokainen
metsänhoitotoimi vaikuttaa jollakin ta-
valla mikrobiyhteisöön. Koska merkittä-
vä osa metsän mikrobilajeista on asso-
sioitunut johonkin toiseen eliölajiin joko
osana elävää isäntäeliötä tai sen kariket-
ta, jätöksiä tai itse eliön jäännöksiä, met-
sän **muun eliödiversiteetin** voidaan

yleisesti ottaen olettaa edistävän myös
mikrobidiversiteettiä. Monipuolinen
eläin- ja kasvilajisto kuvastaa epäilemät-
tä myös monipuolista, ko. lajistoon asso-
sioitunutta mikrobidiversiteettiä. Eläin-
ja kasvilajiston monimuotoisuus on puo-
lestaan riippuvainen ennenkaikkea eri-
laisten habitaattien monipuolisuudesta,
joiden säilyminen riippuu oleellisesti
metsien käytötavoista. Metsänhoidon
vaikutuksia makroeliöstön diversiteettiin
on käsitelty muissa tämän kirjan osissa.

Monista mikrobien ominaisuuksista
voidaan lisäksi päätellä, että metsän
mikroilmasto on merkittävä mikrobien
määrään ja diversiteettiin vaikuttava te-
kijä. Merkittävä osa metsän mikrobeista
on saprofyyttejä eli kuolleen orgaanisen
aineksen hajottajia. Siksi hajoavan ai-
neksen monimuotoisuuden voi olettaa
olevan merkityksellistä metsän mikrobi-
diversiteetin kannalta. Hajoavan ainek-
sen diversiteettiin vaikuttaa eliödiversi-
teetin lisäksi myös tarjolla olevan **kuol-
leen biomassan määrä ja monipuoli-
suus**. Mitä suurempi on hajoavan bio-
massan määrä, sitä suurempi on siihen
liittyvien ekolokeroiden kirjo, joka syn-
tyy mm. kuolleiden eliöyksilöiden väli-
sistä eroista ja maatumiskohtien mikroil-
mastollisesta vaihtelusta.

Jos haluamme säilyttää metsissämme
sen alkuperäisen luonnontilaisen mikro-
bieliöstön, metsänhoidon tavoitteeksi on
asetettava mahdollisimman vaihtelevan
muun eliödiversiteetin säilyminen, vaih-
televan mikroilmaston luominen sekä
riittävän eri-ikäisen kasvibiomassan tar-
jonta saprofyyttiselle eliöstölle.

Metsänhoitotoimenpiteiden vaiku-
tuksista eri mikrobiryhmien diversiteet-
tiin on toistaiseksi hyvin vähän tutki-
mustuloksia. Huomattava osa siitä kos-
kee mykorritsasieniä ja muiden mikro-
bien osalta on edelleen tyydyttävä yleis-
luontoisiin päätelmiin.

Mikroilmasto

Mikroilmastolla tarkoitetaan tässä yhteydessä pienialaisten metsän osien maan pinnasta puiden latvuston korkeuteen ulottuvan ilmatilan fysikaalisia ja kemiallisia ominaisuuksia. Mikroilmasto voi poiketa huomattavasti suurilmastosta, ja lisäksi se voi vaihdella merkittävästi pienympäristöstä toiseen. Pienympäristöissä, esim. mikrobien välittömässä läheisyydessä olevan tilan, kuten yksittäisen lehden ympärillä olevan muutaman millimetrin paksuisen ilmatilan, mikroilmastollisilla olosuhteilla on merkitystä mm. mikrobien kasvuun ja hengissä pysymiselle. Metsän keskimääräinen mikroilmasto vaikuttaa välittömästi ennenkaikkea mikrobien ilmalevintään ja välillisesti eri mikroympäristöjen olosuhteisiin.

Suoran auringonvalon ja UV-säteilyn määrä, ilman lämpötila, tuulisuus ja ilmankosteus vaikuttavat monin tavoin mikrobien elämään. Monet mikrobit kestävät hyvin ääreviä ilmastollisia olosuhteita, mutta niiden kasvu ja/tai levintä saattaa ajoittua lyhyisiin hetkiin, kun kosteus, lämpötila, ravinteiden saanti tms. ovat otollisia. Erilaisilla metsänhoitotoimilla vaikutetaan näihin kaikkiin muuttujiin. Varsinkin metsäpatogeenisiä sieniä tutkittaessa on käynyt ilmi, miten pienetkin ilmastolliset muutokset voivat vaikuttaa oleellisesti sienen levintään (Smith ym. 1994). Pääsääntöisesti mikrobien voidaan todeta hyötyvän korkeasta ja kärsivän matalasta ilmankosteudesta. Monien sienten itiöinti on hyvin riippuvainen sadannasta ja ilmankosteudesta (Kurkela 1997a, b). Joillakin sienillä pienetkin muutokset ilmankosteudessa voivat vaikuttaa itiöintiin. Salaatin lehtihomeen itiöinnin käynnistää ilman suhteellisen kosteuden väheneminen aamuisin kuudella prosentilla 100:sta 94:ään

(Su ym. 2000). Itiöinnin lisäksi myös itäminen voi edellyttää tarkasti määriteltyjä olosuhteita. Yleensä sienten itiöt itävät vain kosteuden ollessa korkea. Suhteellisen ilmankosteuden muutos 95:sta 85:een %:iin voi pysäyttää alkaneen iturihman kasvun ja tappaa itiön. Jotkut pigmentilliset suurikokoiset itiöt ovat kestävämpiä ja itävät väliaikaisen kuivumisen jälkeen uudelleen ilmankosteuden palautuessa (Diem 1971).

Kosteus on siis keskeinen pienilmastollinen tekijä mikrobien elinmahdollisuuksien kannalta – mitä korkeampi on metsän ilmankosteus, sitä runsaampi on sienistö. Tällä on merkitystä myös sienidiversiteetin kannalta, koska lajimäärä näyttää usein korreloivan positiivisesti sienirunsauden kanssa (Müller ja Hallaksela 1998a). Toinen ilmastollisesti tärkeä metsän ominaisuus on mikroilmaston vaihtelevuus metsän eri osissa, koska se luo mikrobeille ilmastoltaan monimuotoisen pienympäristöjen kirjjon.

Jos mikroilmastolliset tekijät ovat samanaikaisesti hyvin suotuisia mikrobeille, mutta epäsuotuisia puille, taudinaiheuttajat voivat kuitenkin levitä tehokkaasti ja aiheuttaa epidemioita. Esimerkkinä mainittakoon surmakan (*Gremmeniella abietina*) 1980-luvun lopussa aiheuttamat männyn kasvutappiot ja jopa puuston kuolemat varsinkin alueilla, joilla pienilmasto on ollut epäedullinen puille, mutta edullinen sienille (Sairanen 1990).

Metsän mikrobiologian kannalta mielenkiintoisia meteorologisia määrittäksiä on julkaistu niukasti. Julkaistujen tutkimustulosten yleistäminen on lisäksi melkoisen vaikeaa, koska metsäekosysteemin toiminta ja rakenne ovat hyvin riippuvaisia mittakaavasta (Meentemeyer ja Box 1987, Chen ym. 1999). Ilmastollisten tekijöiden ja jonkin biologisen ilmiön riippuvuussuhde tietyssä mittakaavassa ei siis välttämättä päde toisessa

mittakaavassa (Levin 1992, Chen ym. 1999). Esimerkiksi 5 m välein lähellä maanpintaa mitatun ilman lämpötilan ja latvuston sulkeutuneisuuden välinen korrelaatio oli olematon, mutta kun sama aineisto käsiteltiin 200 m:n jaksoissa paljastui huomattava korrelaatio ($r^2 = 0,74$, Chen ym. 1999).

Meteorologiset mittaukset ovat tuoneet kiintoisan näkökulman metsän reunavaikutuksien arviointiin. Esimerkiksi avohakkuualalla vuorokauden keskimääräinen ilman ja maan lämpötila, tuulen voimakkuus ja valon määrä ovat merkittävästi korkeampia, kun taas ilman ja maan kosteus matalampia kuin varttuneen metsän sisällä (Chen ym. 1993). Ilmastollinen vaihtelumuutos ulottuu avomaan ja varttuneen mäntymetsän reunasta neljän – kuuden puun mitan verran metsän sisälle (Raynor 1971). Douglaskuusikoissa ilman lämpötila ja suhteellinen kosteus tasaantuivat hakkuualan reunasta vasta 180 m:n levyisen vyöhykkeen jälkeen (Chen ym. 1999). Niinpä avohakkuualan reunavaikutus ulottuu useiden mikroilmastomäärittelysten mukaan huomattavasti syvemmälle metsään kuin kasvillisuuden vaihtelumuutos (Chen ym. 1999). Myös kapeiden metsäteiden vaikutus mikroilmastoon voi ulottua syvälle metsään, erään tutkimuksen mukaan kymmenkertaisesti tien leveyden verran (Saunders ym. 1998). Maaperän lämpötilan vaihtelumuutos metsän reunassa on huomattavasti kapeampi kuin ilman lämpötilan. Tästä voi päätellä, että hakkuualojen reunavaikutus kohdistuu varsinkin metsän puuston ja muun kasvillisuuden lehvästössä eläviin ja kaikkiin ilmalevittäisiin mikrobeihin.

Mielenkiintoisia ovat myös metsänhoidon vaikutukset erilaisten vesistöjen ja metsän rajan ilmastolliseen vaihtelumuutokseen. Jokien rantametsien ilman lämpötila on merkittävästi matalampi ja suhteellinen ilmankosteus korkeampi kuin jokiuoman vaikutusalueen ulkopuolella.

Pohjoisamerikassa Washingtonin osavaltiossa sijaitsevan pienen joen ranta-alueen ilmastollisia muutujia seurattiin ennen ja jälkeen 23 m päähän joesta ulottunutta metsänhakkuuta. Hakkuun jälkeen ilman lämpötilan, suhteellisen kosteuden ja tuulisuuden todettiin muuttuneen joella ja hakkuilta säästetyn 23 m:n suojametsän alueella huomattavasti (Chen ym. 1999). Jopa yli 70 m:n suojavyöhykkeestä huolimatta voi jokiuoman mikroilmasto muuttua avohakkuun jälkeen (Dong ym. 1998). Jokiuoman mikroilmaston muuttumisen uskotaan puolestaan yleisestikin vaikuttavan jokilaakson ilmastovirtauksiin ja sitä kautta ympäristön biologisiin tunnuksiin laajemmalla alueella (Chen ym. 1999).

Tutkimukset erilaisten metsänhoidollisten toimenpiteiden vaikutuksista mikroilmastoon ja sitä kautta mikrobistoon olisivat erittäin työläitä, mutta oleellisia sen ymmärtämiseksi, miten nämä toimenpiteet vaikuttavat mikrobidiversiteettiin. Kenttämittauksien perusteella esimerkiksi puuston hakkuun vaikutus ilman ja maan lämpötilaan ($> 2^{\circ}\text{C}$) ovat samaa suuruusluokkaa tai jopa suurempia kuin ennustettu kasvihuoneilmiön aiheuttama lämpötilan nousu (Chen ym. 1999).

Kuollut biomassa

Ehkä silmiinpistävin ero talous- ja luonnontilaisen metsän välillä on lahoppuuden pieni määrä talousmetsässä verrattuna luonnontilaiseen metsään. Talousmetsässä ei järeätä lahoppuuta esiinny juuri lainkaan, kun luonnontilaisessa metsässä sitä voi olla jopa yli sata kuutiota hehtaarilla (Siitonen 1998). Tämän seurauksena puussa elävän kääpäsiemilajiston tiedetään olevan merkittävästi pienemmän

talousmetsissä kuin varttuneissa luonnontilaisissa metsissä (Bader ym. 1995, Kotiranta ja Niemelä 1996, Lindblad 1998, Sippola ja Renvall 1999). Saman voidaan olettaa koskevan myös lahoppuun mikrosieniä ja bakteereita.

Metsäntutkimuslaitoksella tehdyn tutkimuksen mukaan pari vuotta metsässä lahonneissa puolimetrisissä (halkaisija 7–14 cm) kuusen pölleissä todettiin puuaineessa jopa 12 eri sienilajia/pölli (Müller ym. 2001b). Tutkimuksessa ei eristetty pölliin pinnoilla tai kuoressa eläviä sieniä. Pölliä kohden laskettaessa ei luonnontilaisessa metsässä kuitenkaan ollut sen enempää sienilajeja kuin talousmetsässäkään vaan pikemminkin päinvastoin. Sen sijaan metsän pinta-alaa kohden ilmaistuna luonnontilaisessa metsässä on myös lahoppuun mikrobilajeja epäilemättä huomattavasti enemmän kuin talousmetsässä, mikä johtuu luonnontilaisen metsän moninverroin suuremmasta lahoppumäärästä. Tutkimuksen koelaloilla ei todettu mikroilmastollisia (ilmankosteus ja lämpötila) eroja luonnontilaisten ja talousmetsien välillä. Pöllikohtaiseen sienilajien määrään vaikuttivat lisäksi puuyksilö ja vaippaniluri (kaarnakuoriaislaji) jättämien jälkien määrä. Mitä runsaammin vaippanilurit olivat tehneet kotelo-onteloitaan, sen alaisempi oli pölliin sienilajisto. Satunnaisesti lahoppuuhun tunkeutuvat hyönteislajit ja muut eläimet sen sijaan mahdollisesti lisäävät mikrobidiversiteettiä. Esimerkiksi muualla tehtyjen itiöemäinventointien perusteella kuusimetsän sieni- ja kovakuoriaisdiversiteetti korreloivat keskenään (Økland ym. 1996, Jonsson ja Jonsell 1999).

Karikeri ja kuolleet maapuut ovat monille mykorrhizasienille käyttökelpoista kasvualustaa, ja ne toimivat siten ravinteiden lähteenä mykorrhizojen isäntäkasveille. Täten hakkuutähteiden jättämisel-

lä maastoon voi olla merkitystä uuden puusukupolven ravinteiden saannille (Molina ym. 1999) varsinkin, kun osa hakkuutähteiden sisältämistä ravinteista on helposti mobilisoituvaa.

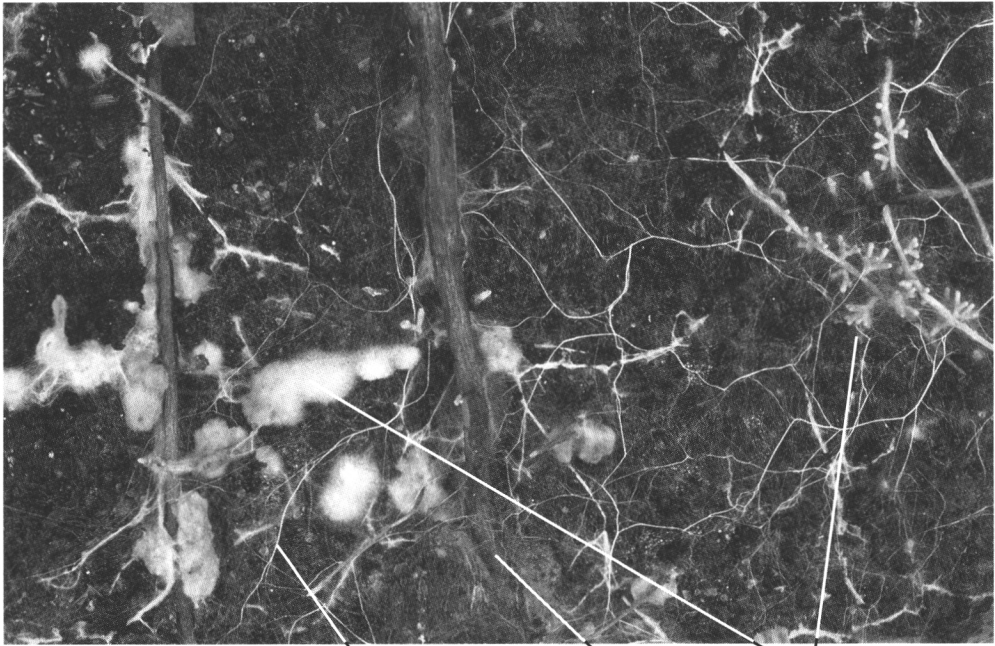
Eräiden metsänhoitotoimien vaikutus mikrobidiversiteettiin

Hakkuualan raja

Koska metsän mikroilmasto vaikuttaa ilmeisen paljon sekä lehvästön että kaikkiin ilmaväentäisiin mikrobeihin, on perusteltua pohtia metsänkäsittelyn mikrobeihin kohdistuvia vaikutuksia tarkastelemalla eri käsittelyjen pienilmastollisia vaikutuksia. Erityisesti hakkuualan koko ja topografinen sijoittuminen sekä jäljelle jäävän metsäkuvion laajuus ovat tärkeitä valintoja. Edellä käsiteltiin hakkuualan, vesistöjen ja teiden mikroilmastolisten vaikutusten ulottumista reunametsän sisälle. Reunavaikutusvyöhykkeen sisäpuolelle jäävän mikroilmastollisen sisäosan laajuus riippuu suoraan reunavaikutusvyöhykkeen leveydestä. Mikroilmastomallien mukaan mikroilmastollisen sisäosan habitaatti voidaan menettää, vaikka metsän uudistaminen kohdistuisi vain 50 %:iin metsän pinta-alasta (Franklin ja Foreman 1987). Hakkuualueen koon tulisi vaihdella niin, että laajojakin yhtenäisiä metsiä säilyisi ja uusia syntyisi. Jokiuomien rantametsien pienilmaston säilyttäminen edellyttäisi todennäköisesti huomattavasti suosituksia (esim. Metsäteho 1992: 10–20 m) leveämpien suojavyöhykkeiden jättämistä hakkuuden ulkopuolelle.

Metsänuudistaminen ja mykorrhizalajisto

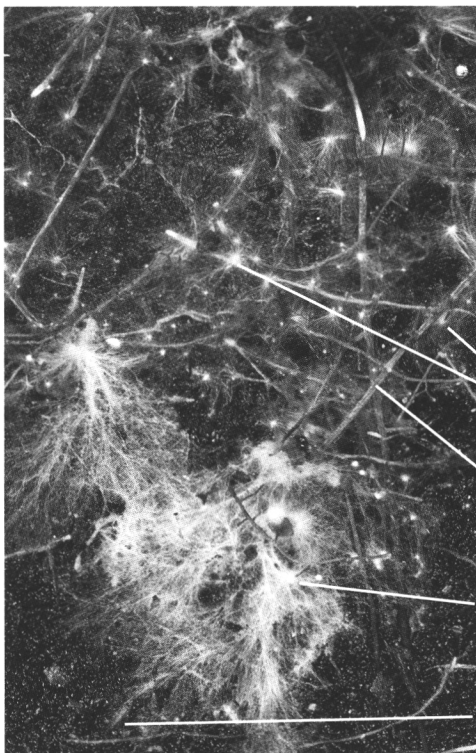
Mykorrhizasienilajisto on yleensä todettu monipuolisemmaksi vanhoissa kuin nuorissa metsissä (Miller 1983, Senn-Irlet ja Bieri 1999). Mykorrhizojen maan-



Sienen rihmastojänne

Männyn juurta

Mykorritsa



Kuvat 10. ja 11. Eri sienilajien ja männyn muodostamaa mykorritsajuuristoa. (Kuvat S. Timonen, HY)

Kultaorvakan ja männyn muodostama mykorritsa

Männyn juurta

Nummitatin ja männyn muodostama mykorritsa

Nummitatin ulkorihmasto

päällisten itiöemien tiedetään vähenevän avohakkuun jälkeen voimakkaasti (Laiho 1970). Silti avohakatun alueen taimikko mykorritsoituu aina nopeasti, ellei alue ole ollut puuttomana kovin pitkää aikaa (Mikola 1973). Useimpien tutkimusten mukaan puuntaimia infektoiva mykorritsalajisto kuitenkin vähenee ja muuttuu avohakkuun myötä (Harvey ym. 1980, Pilz ja Perry 1984, Hagerman ym. 1999a, Jonsson ym. 1999a). Avohakkuu ei ilmeisesti vaikuta maaperän saprofyttisten mikrosienten lajimäärään niin merkittävästi kuin mykorritsasienten lajimäärään (Bååth 1981).

Tutkimuksissa, joissa on käytetty pelkästään mykorritsojen morfologista ryhmittelyä (kuvat 10 ja 11), ei aina ole havaittu lajiston vähentymistä (Dahlberg ja Stenström 1991), mikä voi johtua siitä, että tutkimuksessa käytetty morfologinen ryhmittely on ollut liian epätarkkaa. Molekyylibiologisten menetelmien käytön myötä on mykorritsanäytteiden tutkimus tarkentunut huomattavasti.

Mykorritsojen määrä ja diversiteetti vähenee hakkuualalla 1–3 vuoden kuluttua metsän hakkuusta (Hagerman ym. 1999a), joskus jopa alle vuoden kuluttua (Harvey ym. 1980). Lisäksi lajisto muuttuu merkittävästi (Byrd ym. 2000). Mykorritsat voivat levitä maassa kasvullisesti rihmaston edetessä puulta seuraavalle, tai sklerootioiden ja itiöiden välityksellä. Itiöt ja sklerootiot voivat levitä ilma- ja vesivirtausten mukana. Pienillä aukoilla ja alikasvostaimiin mykorritsat leviävät todennäköisesti pääasiassa paikalla jo olevan rihmaston kasvaessa taimien juuriin, koska tällaisissa olosuhteissa taimissa on todettu sama mykorritsalajisto kuin ympäröivillä varttuneilla puilla (Jonsson ym. 1999a).

Kanadassa vertailtiin sienijuurien kehittymistä kuusen taimiin eri kokoisilla hakkuualoilla 1–2 vuotta hakkuun jäl-

keen (Hagerman ym. 1999b). Hakkuualalle istutettujen taimien juurista löytyi yhteensä 19 erilaista mykorritsaa. Suurin mykorritsadiversiteetti todettiin muutamien metrin levyisellä kaistalla hakkuualan reunasta. Hakkuualojen keskiosien taimissa oli mykorritsojen diversiteetti neljänneksen – puolet alhaisempi kuin reunavyöhykkeellä. Tämän reunavyöhykkeen ulkopuolella ei hakkuualan laajuudella (0,1–10 ha) ollut vaikutusta mykorritsadiversiteettiin.

Toisessa Kanadassa tehdyssä tutkimuksessa paperikoivun (*Betula papyrifera*) mykorritsoja tutkittaessa todettiin, että uudistusaloille jätettyjen säästöpuiden lähettyville (< 5 m) kasvaneiden taimien juuriin muodostuu säästöpuiden kaltainen mykorritsasienistö (Kranabetter 1999). Kauempana (25–50 m) säästöpuista sijainneissa taimissa mykorritsalajisto oli sen sijaan merkittävästi yksipuolisempaa kuin säästöpuiden juuristossa. Myös Durall ym. (1999) havaitsivat mykorritsadiversiteetin laskevan hakkuualan reunasta hakkuualaan päin. Suurimmillaan se oli seitsemän metrin levyisellä reunavyöhykkeellä.

Niinpä mikäli uudistusalalla halutaan säilyttää uudistamista edeltänyt mykorritsalajisto, uusi taimikko on perustettava mahdollisimman pian hakkuun jälkeen (Amaranthus ja Perry 1987) ja lisäksi alueelle kannattaa jättää suojuspuusto uuden taimikon alkukehityksen ajaksi (Hagerman ym. 1999b). On myös esitetty, että pienten vanhan puuston saarekkeiden säästäminen hakkuualoilla ylläpitäisi elinmahdollisuuden joillekin mykorritsalajeille, jotka muutoin voisivat kadota hakkuualalta (Amaranthus 1998).

Havu- ja lehtipuutaimien istutus sekapuutaimikoksi ei kanadalaisessa ko-
keessa johtanut merkittävästi monimuotoisempaan mykorritsasienistöön taimikon juuristossa kuin istutus pelkästään

joko havupuulla (douglaskuusi) tai lehtipuulla (paperikoivu) (Jones ym. 1997). Tämä johtuu siitä, etteivät monet puiden ektomykorritsat ole kovin isäntälajispesifisiä, eli ne pystyvät muodostamaan mykorritsan useiden eri puulajien kanssa. Tutkimuksessa todettiin 91 % koivun ja 56 % kuusen mykorritsatyypeistä samoiksi. Tämä selittää sen, miksi mykorritsojen välityksellä ravinteita voi siirtyä myös eri lajin puuyksilöiden välillä (Simard ym. 1997). Tästä huolimatta saadaan usein hyviä tuloksia ympärtyessä puiden taimia niille sopivilla mykorritsasienillä varsinkin, jos puulajia ei alueella ole aikaisemmin esiintynyt (Castellano 1996, Selosse ym. 2000).

Säästöpuut ja hakkuutähteet

Lahottajamikrobien monimuotoisuuden kannalta talousmetsiin jää liian vähän varsinkin järeätä puuta. Lajit, jotka ovat erikoistuneet elämään puussa tietyn lahovaiheen aikana, ovat voineet taantua tai hävitä talousmetsistä, kun eri lahovaiheen puujatkumoa ei kuvio- ja aluetasolla yleensä esiinny niille riittävästi. Ohuessa hakkuutähteessä, latvuksissa ja oksissa, elää oma lahottajalajistonsa. Jos hakkuutähteet poistetaan hakkuiden yhteydessä, vähentyy myös niissä elävä mikrobisto.

Maanmuokkaus, kulutus, kalkitus ja lannoitus

Maanmuokkauksen vaikutuksista metsämaan mikrobien lajistolliseen diversiteettiin on julkaistu niukasti tutkimustuloksia. Peltomaan arbuskelimykorrhizojen monimuotoisuus on huomattavasti metsämaan vastaavaa alhaisempi, ja syyksi otaksutaan maanmuokkausta, lannoitusta ja torjunta-aineita (Helgason ym. 1998). Pohjois-Suomessa tehdyn tutkimuksen perusteella kehittyä auratun avohakkuualueen männyntaimiin huomatta-

vasti vähäisempi ja yksipuolisempi mykorritsarihmasto kuin luontaisesti uudistuneiden alueiden taimiin (Väre 1989). Erään peltoekosysteemissä tehdyn tutkimuksen perusteella maan muokkaus ja viljely pikemminkin lisäävät kuin vähentävät mikrobiston funktionaalista diversiteettiä ja stressinsietokykyä (Kennedy ja Smith 1995).

Kulotuksen vaikutus metsän mikrobi-diversiteettiin riippuu kulotuksen voimakkuudesta. Koska metsäpalot ovat kulotukselle soveliailla alueilla olleet luonnollinen metsänuudistumistapa, voidaan olettaa, että mikrobidiversiteetti palautuu kulotuksen jälkeen vähitellen uuden metsän varttuessa. Pohjoismaissa metsäpalot ja hakkuualueiden kulutus ovat yleensä pienialaisia ja heikkoja, jolloin maan orgaaninen pintakerros suurelta osin säilyy. Tällöin kulotuksen vaikutus mykorritsasienistöönkin jää vähäiseksi (Mikola ym. 1964, Jonsson ym. 1999b). Jos palo on voimakas ja maaperän orgaaninen pintakerros palaa, palautuu mykorritsasienistö huomattavasti hitaammin kuin avohakkuusta (Visser ja Parkinson 1999). Ponderosa-männikössä maan tehokas kulutus vähensi ektomykorritsabiomassan kahdeksanteen osaan alkupe- räisestä (Stendell ym. 1999). Palon vaikutuksia yksittäisten lajien selviämiseen oli vaikea määrittää sienien laikuttaisen esiintymisen vuoksi.

Palamisen tuloksena syntyvä hiili on mikrobeille muusta maasta poikkeava pienympäristö, johon muodostuu paloa edeltävän humuksen mikrobistosta poikkeava lajisto (Pietikäinen ym. 2000). Ei tiedetä kuitenkaan, missä määrin paloalueilla esiintyy hiilestä riippuvaisia mikrobilajeja.

Kalkituksen on todettu vaikuttavan pääasiassa mykorritsalajiston koostumukseen, samalla kun lajimäärä säilyy (Andersson ja Söderström 1995, Jonsson ym. 1999c) tai laskee (Kuyper 1988).

Koska puut tarvitsevat mykorritsasieniä ravinteiden ottoon, voisi mykorritsasienten olettaa vähenevän lannoitettaessa. Vaikka näin on joissakin kokeissa käynytkin (Kuyper 1988), ei puiden eikä varpujen mykorritsien ole useimmissa typpilannoituskokeissa kuitenkaan voitu todeta vähenevän (Cairney ja Meharg 1999, Fransson ym. 2000). Lannoituksen vaikutuksista mykorritsalajistoon on tutkittu niukasti. Ruotsalaisessa kuusimetsässä todettiin juurten mykorritsamonomuotoisuuden säilyneen vuosittain toistuneesta typpilannoituksesta huolimatta, mutta maanpäällisen itiöemälajiston vähentyneen (Jonsson ym. 2000).

Puulaji ja puuston diversiteetti

Eri puulajia kasvavien metsien humus- ja mineraalikerroksen mikrobiyhteisöjen on todettu poikkeavan toisistaan sekä biomassan määrän että sen rasvahappoprofiilin suhteen (Priha ym. 2000). Onkin ymmärrettävää, että saprofyyttinen mikrobilajisto vaihtelee riippuen puulajista, josta hajotettava karike on peräisin. Sekametsän mykorritsalajisto ei sen sijaan välttämättä ole merkittävästi monimuotoisempaa kuin puhtaan lehti- tai havupuumetsän (Jones ym. 1997).

Puhtaissa kuusikoissa on Suomessa tehdyn tutkimuksen perusteella runsaampi ja monimuotoisempi neulassienilajisto kuin kuusen ja männyn tai kuusen ja koivun sekapuustoissa (Müller ja Hallaksela 1998a). Onkin mahdollista, että puulajikohtainen lehvästön mikrobisto on monimuotoisempaa puhtaassa yhden puulajin metsässä kuin sekametsäkoissa johtuen siitä, että mikrobien leviämistä edistää sopivien isäntapuiden tiheys. Toisaalta edellä mainittu tutkimustulos voi johtua myös siitä, että puhtaissa kuusimetsissä on kuusen neulasmikrobiston kannalta edullisempi mikroilmasto kuin sekametsissä.

Puuyksilöiden alttius mikrobiston infektiolle vaihtelevat usein suuresti (Wainhouse ym. 1997). Niinpä puiden mikrobisto voi vaihdella huomattavasti puuyksilöstä toiseen (Hallaksela 1993, Müller ym. 2001b). Puiden mikrobiston monimuotoisuuden ylläpitämiseksi tulee suosia metsänuudistamisessa geneettisesti monimuotoista siemen- ja taimiainesta.

Metsän mikrobi-diversiteettiä mahdollisesti uhkaavat tekijät

Ilman epäpuhtaudet

Monien mykorritsasienten on todettu taantuneen viime vuosikymmeninä Keski-Euroopassa. Syyksi on arveltu ilman epäpuhtauksia. Esimerkiksi keltavahveron (*Cantharellus cibarius*) vähenemien Alankomaissa näyttäisi korreloivan happaman laskeuman määrän kanssa (Jansen ja van Dobben 1987). Mykorritsasienet ovat ilmeisesti saprofyyttisiä sieniä herkkiä, sillä Alankomaissa tehtyjen itiöemäkartoitusten perusteella huomattavasti suurempi osuus mykorritsalajeista on vähentynyt tai jopa kadonnut kuin saprofyyttisistä lajeista (Arnolds 1988, 1989, Allen ym. 1995). Koska mykorritsasienet saavat hiilen ja energianlähteensä isäntäkasveiltaan, on selvää, että puiden kasvun heikentyessä esimerkiksi ilman epäpuhtauksien vuoksi myös mykorritsat vähenevät (Arnolds 1988). Happamoitumisen ja raskasmetallilaskeuman tiedetään muuttavan maan mikrobilajistoa (Pennanen ym. 1996, 1998), mutta niiden vaikutuksia mikrobidiversiteettiin ei tunneta.

Typpilaskeuma on arvioitu maailmanlaajuisesti merkittäväksi biodiversiteettiä muuttavaksi tekijäksi boreaalisel-

la kasvillisuusvyöhykkeellä (Sala ym. 2000), koska luonnontilassa typpi on tällä vyöhykkeellä usein kasvien kasvua rajoittava tekijä. Kasvillisuuden muutokset heijastuvat epäilemättä myös mikrobilajistoon. Typen sidontaan kykenevien mikrobien määrä saattaa typpilaskeuman lisääntymisen myötä vähentyä, mutta lajistollisia muutoksia voi vain arvailla. On saatu viitteitä, joiden mukaan mykorritsadiversiteetti olisi suuren typpilaskeuman alueilla alhaisempi kuin matalan laskeuman alueilla (Baar ja Kuyper 1996, Taylor ja Read 1996, Erland ym. 1999), mutta kuten edellä todettiin, ei typpilannoituskokeissa ole tällaista vaikutusta aina kuitenkaan voitu havaita (Cairney ja Meharg 1999, Jonsson ym. 2000).

Hapan laskeuma (N ja S), otsoni ja monet orgaaniset ilman epäpuhtaudet vaikuttavat sekä kasvien ominaisuuksiin mikrobien isäntinä että suoraan myös mikrobeihin (Helander ym. 1994, Kirsten ym. 1995, Magan ym. 1995, Helander ym. 1995, Khan ja Khan 1999), ja täten epäilemättä myös mikrobilajiston määräsuhteisiin. Ilman epäpuhtaudet voivat suurina pitoisuuksina aiheuttaa ainakin joidenkin neulassienilajien katoamisen. Esimerkiksi Harjavallan metallisulaton lähiympäristön mäntyjen neulaset ovat olleet liian saastuneita *Lophodermium* -sienille (Heliövaara ym. 1989). Myös monet koivun lehtien endofyyttisienet kärsivät Harjavallan päästöistä (Lappalainen ym. 1999). Toisaalta puolalaisen metallisulaton lähetyvillä ($\text{SO}_2 > 90 \mu\text{g}/\text{m}^3$) ei koivun endofyytti-monimuotoisuus ollut sen vähäisempää kuin tausta-alueella (Kowalski ja Gajosek 1998).

Ilman epäpuhtaudet siis muodostavat uhan myös metsän mikrobeille. Tähän mennessä julkaistujen tutkimustulosten perusteella on kuitenkin vaikea ennustaa tällä hetkellä esiintyvien epäpuhtauksien

vaikutuksia suomalaisen metsän mikrobien monimuotoisuuteen.

UV-B -säteily

Lehvästön epifyytiset mikrobit altistuvat mikrobeista eniten UV-B -säteilylle (aallonpituus 290–315 nm), joka lisääntyy yläilmakehän otsonikerroksen ohememisen myötä. Myös ilmalevintäiset mikrobit itiövaiheessa ja monet endofyytit infektiövaiheessa altistuvat suoralle UV-B -säteilylle ja saattavat näin ollen kärsiä tästä mm. DNA:lle ja proteiineille haitallisesta säteilystä. Otsonikerroksen viidentoista prosentista vähennystä vastaava UV-B -säteilyn lisääntyminen vähentää merkittävästi monen lehvästösien kasvunopeutta ja muuttaa myös niiden kasvatapaa keinoalustalla (Moody ym. 1999). Sienten UV-B:n sietokyky vaihtelee suuresti eri lajien välillä, joten UV-B:n lisääntyminen saattaa johtaa mikrobien lajiston runsaussuhteiden muutoksiin. Esimerkiksi poppelin alttius poppelin ruosteelle (*Melampsora* sp.) lisääntyy otsonialtistuksen myötä (Beare ym. 1999). Karikkeen hajottajasienet ovat huomattavasti epifyyttisieniä herkempiä UV-B -säteilylle. Vaikka säteily kohdistuu vain karikkeen pinnassa oleviin sieniin, UV-B -säteilyn on todettu mikrokosmoskokeissa muuttavan lajiston määräsuhteita (Moody ym. 1999).

Lahopuun vähäisyys

Lahopuussa eläviä mikrosieni- ja bakteerilajeja on tutkittu hyvin vähän, eikä metsänkätön aiheuttaman lahoppuuston vähenemisen merkitystä niiden monimuotoisuudelle voida toistaiseksi julkaistujen tutkimustulosten perusteella arvioida. Koska mikrosieniä ja bakteereita tiedetään olevan lahopuussa runsaasti, ja koska lahopuun määrä on met-

sanhoidon myötä vähentynyt murto-osaan alkuperäisestä, on kuitenkin mahdollista, että myös niitä on vähentynyt ja jopa hävinnyt laajoilta alueilta metsänkäytön myötä.

Mikrobidiversiteetti- tutkimuksen tulevaisuudennäkymät

Molekyylibiologisten menetelmien kehittyminen luo uusia mahdollisuuksia mikrobidiversiteetin määrittämiselle. DNA:n puhdistusmenetelmät kehittyvät epäilemättä edelleen, samoin kuin tekniikat sekä tietokannat mikrobiyhteisöjen DNA-seosnäytteen (so. metagenomin) analysoimiseksi.

Erilaisten funktionaalisten mikrobi-ryhmien monimuotoisuuden tutkimus kartoittamalla jonkin avaingeenin DNA-sekvenssin diversiteettiä on tuottanut viime vuosina lupaavia tuloksia. Esimerkiksi mikrobien typensidonnessa keskeistä entsyymiä koodaavan *nifH*-geenin eri tyyppisiä on pystytty eristämään douglaskuusikon karikkeesta ja maasta; 200 m²:n kokoiselta alueelta löydettiin 20 erilaista *nifH*-geeniä, joista monien sekvenssi oli tuttu useista aikaisemmin tutkituista typensitojabakteerisuvuista (Widmer ym. 1999). Tämän *nifH*-geenipopulaation on todettu katoavan maasta päätehakkuun jälkeen (Shaffer ym. 2000). Lähitulevaisuudessa todennäköisesti tiedämme useiden funktionaalisesti merkittäviksi arvioitujen mikrobiryhmien diversiteetin vaihtelusta ajan ja paikan suhteen sekä siitä, miten erilaiset metsänhoitotoimenpiteet niihin vaikuttavat.

Myös ns. metagenomikirjastot avaavat uusia ikkunoita mikrobiston sekä geneettiseen että toiminnalliseen diversiteettiin (Rondon ym. 1999, 2000). Tek-

niikassa ei käytetä PCR:ää: Siinä näytteen DNA puhdistetaan elektroforeesissa ja siirretään lyhyitä muutaman geenin juosteita *Escherichia coli* -bakteeriin. Tämän ns. transgeenisen bakteerin lisääntyessä lisääntyy myös sen sisältämä vieras DNA-juoste, ja näin sitä saadaan helposti riittävä määrä erilaisia määrittäyksiä varten. Juosteen ominaisuuksia tutkitaan mm. vertailemalla muodostuneen transgeenisen *E. coli* ominaisuuksia bakteerin alkuperäisiin ominaisuuksiin. Lisäksi juoste voidaan eristää ja sen DNA -emäsekvenssi määrittää. Emäsekvenssitiedot talletetaan tietokantaan ja verrataan aikaisemmin analysoituihin emäsekvenssitietoihin. Näiden sekvenssien monimuotoisuus kuvastaa näytteen mikrobien monimuotoisuutta.

Tällä hetkellä meillä on jonkinlainen aavistus ympäristömme mikrobiston diversiteetistä. Emme vielä tiedä, miten mikrobisto vaihtelee eri mittakaavoissa ja miten erilaisten mikrobipopulaatioiden diversiteetti vaikuttaa eri aikaväleillä metsäekosysteemin toimintaan. Emme myöskään tiedä, kuinka paljon bioteknisesti arvokkaita mikrobeja on vielä lähiympäristössämme löytämättä. Uusia ilmiöitä tullaan löytämään, ja moni tuttu ilmiö metsässä tulee tulevaisuudessa saamaan selityksensä mikrobitutkimuksen tuloksista.

Kiitokset

Hannu Fritze, Jarkko Hantula, Risto Jalakanen, Timo Kurkela, Kristina Lindström, Pertti Martikainen, Kari Saikkonen, Aino Smolander, Kari Korhonen, Juha Siitonen ja Sari Timonen antoivat arvokkaita kommentteja käsikirjoituksesta. Lisäksi haluan kiittää Metsäntutkimuslaitoksen kirjaston henkilökuntaa tarvittavan kirjallisuuden hankinnasta.

Kirjallisuus

- Allen, B., Allen, M.F., Helm, D.J., Trappe, J.M., Molina, R. & Rincon, E. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil* 170: 47–62.
- Amaranthus, M.P. 1998. The importance and conservation of ectomycorrhizal fungal diversity in forest ecosystems: lessons from Europe and the Pacific Northwest. General Technical Report PNW-GTR-431, United States Department of Agriculture, Forest Service. 15 s.
- & Perry, D.A. 1987. Effect of soil transfer on ectomycorrhiza formation and the survival and growth of conifer seedlings on old, nonreforested clear-cuts. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 944–950.
- Andersson, S. & Söderström, B. 1995. Effects of lime (CaCO_3) on ectomycorrhizal colonization of *Picea abies* (L.) Karst. seedlings planted in a spruce forest. *Scandinavian Journal of Forest Research* 10: 149–154.
- Andrews, J.H. & Kinkel, L.L. 1986. Colonization dynamics: the island theory. *Julkaisussa: Fokkema, N.J. & Van Den Heuvel, J. (toim.). Microbiology of the phyllosphere*. Cambridge University Press, London. s. 63–76.
- Ann, P.J. & Ko, W.H. 1985. Variants of *Phytophthora cinnamomi* extend the known limits of the species. *Mycologia* 77: 946–950.
- Arnolds, E. 1988. The changing mycromycete flora in the Netherlands. *Transactions of the British Mycological Society*. 90: 391–406.
- 1989. A preliminary red data list of macrofungi in the Netherlands. *Persoonia*. 14: 77–125.
- Baar, J. & Kuyper, Th.W. 1996. Removal of litter and humus layers increases ectomycorrhizal diversity in Scots pine forests. *Julkaisussa: Azcon-Aguilar, C. & Barea, J.M. (toim.). Mycorrhizas in integrated systems: from genes to plant development*. European Commission Report EUR 16728, Brussels. s. 75–78.
- Bacon, C.W., Porter, J.K. & Robbins, J.D. 1975. Toxicity and occurrence of *Balanisia* on grasses from toxic fescue pastures. *Applied Microbiology* 29: 553–556.
- Bader, P., Jansson, S. & Jonsson, B.G. 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biological Conservation* 72: 355–362.
- Beare, J.A., Archer, S.A. & Bell, J.N.B. 1999. Effects of *Melampsora* leaf rust disease and chronic ozone exposure on poplar. *Environmental Pollution* 105: 419(426).
- Becker, D.M., Bagley, S.T. & Podila, G.K. 1999. Effects of mycorrhizal-associated streptomycetes on growth of *Laccaria bicolor*, *Cenococcum geophilum*, and *Armillaria* species and on gene expression in *Laccaria bicolor*. *Mycologia* 91: 33(40).
- Bormann, B.T., Bormann, F.H., Bowden, W.B., Pierce, R.S., Hamburg, S.P., Wang, D., Snyder, M.C., Li, C.Y. & Ingersoll, R.C. 1993. Rapid N_2 fixation in pines, alder, and locust: evidence from the sand-box ecosystem study. *Ecology* 74: 583–598.
- Brasier, C.M., Cooke, D.E.L. & Duncan, J.M. 1999. Origin of a new *Phytophthora* pathogen through interspecific hybridization. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.* 96: 5878–5883.
- Bruns, T.D. 1995. Thoughts on the processes that maintain local species diversity of ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 170: 63–73.
- Burg, H. 1990. Der Einfluss von Epibionten auf die Photosyntheseleistung von *Picea abies* (L.) Karst. nach Untersuchungen im Freiland. Inaugural-Dissertation Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Westfälischen Wilhelms-Universität, Münster.
- Butin, H. & Kowalski, T. 1990. Die natürliche Astreinigung und ihre biologischen Voraussetzungen. *European Journal of Forest Pathology* 20: 44–54.
- Bååth, E. 1981. Microfungi in a clear-cut pine forest soil in central Sweden. *Can-*

- dian Journal of Botany. 59: 1331–1337.
- Byrd, K.B., Parker, V.T., Vogler, D.R. & Cul-
lings, K.W. 2000. The influence of clear-
cutting on ectomycorrhizal fungus diver-
sity in a lodgepole pine (*Pinus contorta*)
stand, Yellowstone National Park, Wyo-
ming, and Gallatin National Forest, Mon-
tana. Canadian Journal of Botany 78:
149–156.
- Cairney, J.W.G. & Meharg, A.A. 1999. In-
fluences of anthropogenic pollution on
mycorrhizal fungal communities. Envi-
ronmental Pollution 106: 169–182.
- Carroll, G.C. 1988. Fungal endophytes in
stems and leaves: from latent pathogen to
mutualistic symbiont. Ecology 69: 2–9.
- , Carroll, F.E., Pike L.H., Perkins, J.R. &
Sherwood, M. 1980. Biomass and distri-
bution patterns of conifer twig
microepiphytes in a Douglas-fir forest.
Canadian Journal of Botany 58: 624–
630.
- Castellano, M.A. 1996. Current status of
outplanting studies using ectomycorri-
za-inoculated forest trees. Julkaisussa:
Pfleger, F.L. & Linderman, R.G. (toim.).
Mycorrhizae and Plant Health. APS
Press, St. Paul, Minnesota, USA. s. 261–
281.
- Chen, J.Q., Franklin, J.F. & Spies, T.A. 1993.
Contrasting microclimates among clear-
cut, edge, and interior of old-growth
douglas-fir forest. Agricultural and For-
est Meteorology 63: 219–237.
- , Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman,
R.J., Brososke, K.D., Mroz, G.D.
Brookshire, B.L. & Franklin, J.F. 1999.
Microclimate in forest ecosystem and
landscape ecology. BioScience 49: 288–
297.
- Dahlberg, A. & Stenström, E. 1991. Dyna-
mic changes in nursery and indigenous
mycorrhiza of *Pinus sylvestris* seedlings
planted out in forest and clearcuts. Plant
and Soil 136: 73–86.
- , Jonsson, L. & Nylund, J.-E. 1997. Spe-
cies diversity and distribution of biomass
above and below ground among ectomy-
corrhizal fungi in an old-growth Norway
spruce forest in south Sweden. Canadian
Journal of Botany 75: 1323–1335.
- Dehne, H.W. 1982. Interaction between ve-
sicular-arbuscular mycorrhizal fungi and
plant pathogens. Phytopathology 72:
1115–1119.
- Diem, H.G. 1971. Effect of low humidity on
the survival of germinated spores com-
monly found in the phyllosphere. Julkai-
sussa: Preece, T.F. & Dickinson, C.H.
(toim.). Ecology of Leaf Surface Micro-
organisms. Academic Press, London. s.
211–219
- Dong, J., Chen, J., Brososke, K.D. & Nai-
man, R.J. 1998. Modelling air temperature
gradients across managed small streams
in western Washington. Journal of Envi-
ronmental Management 53: 309–321.
- Durall, D.M., Jones, M.D., Wright, E.F.,
Kroeger, P. & Coates, K.D. 1999. Species
richness of ectomycorrhizal fungi in cut-
blocks of different sizes in the interior
Cedar-Hemlock forests of northwestern
British Columbia: sporocarps and ecto-
mycorrhizae. Canadian Journal of Forest
Research 29: 1322–1332.
- Enebak, S.A. & Carey, W.A. 2000. Evidence
for induced systemic protection to fusi-
form rust in Loblolly pine by plant
growth-promoting Rhizobacteria. Plant
Disease 84: 306–308.
- , Wei, G. & Kloepper, J.W. 1998. Effects
of plant growth-promoting rhizobacteria
on loblolly and slash pine seedlings. For-
est Science 44: 139–144.
- Erland, S., Jonsson, T., Mahmood, S. & Fin-
lay, R.D. 1999. Below-ground ectomy-
corrhizal community structure in two *Pi-
cea abies* forests in southern Sweden.
Scandinavian Journal of Forest Research
14: 209–217.
- Everest, P.G. 1983. Ryegrass staggers: an
overview of the North Canterbury situation
and possible costs to the farmer. Procee-
dings of the New Zealand Grassland As-
sociation 44: 228–229.
- Finlay, B.J. & Clarke, K.J. 1999. Ubiquitous
dispersal of microbial species. Nature
400: 828.
- Franklin, J.F. & Forman, R.T.T. 1987. Creat-
ing landscape patterns by forest cutting:

- ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1: 5–18.
- Fransson, P.M.A., Taylor, A.F.S. & Finlay, R. D. 2000. Effects of continuous optimal fertilization on belowground ectomycorrhizal community structure in a Norway spruce forest. *Tree Physiology* 20: 599–606.
- Gagnon, J. 1996. Stimulation of mycorrhization and growth for containerized Jack pine seedlings inoculated with *Laccaria bicolor* and *Pseudomonas fluorescens*. Julkaisussa: Azcon-Aguilar, C. & Barea, J.M. (toim.). *Mycorrhizas in integrated systems: from genes to plant development*. European Commission Report EUR 16728, Brussels. s. 634–637.
- Garbaye, J. 1994. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* 128: 197–210.
- Gardens, M. & Bruns, T.D. 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Canadian Journal of Botany* 74: 1572–1583.
- Hagerman, S.M., Jones, M.D., Bradfield, G.E., Gillespie, M. & Durall, D.M. 1999a. Effects of clear-cut logging on the diversity and persistence of ectomycorrhizae at a subalpine forest. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 124–134.
- , Jones, M.D., Bradfield, G.E. & Sakakibara, S.M. 1999b. Ectomycorrhizal colonization of *Picea engelmannii* x *Picea glauca* seedlings planted across cut blocks of different sizes. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1856–1870.
- Hallaksela, A.-M. 1993. Early interactions of *Heterobasidion annosum* and *Stereum sanguinolentum* with non-decay fungi and bacteria following inoculation into stems of *Picea abies*. *European Journal of Forest Pathology* 23: 416–430.
- Hallingbäck, T. 1994. The macrofungi of Sweden. SNV Report No. 4313. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala. 213 s.
- Hammond, P. 1992. Systematics and diversity: species inventory. Julkaisussa: Goombridge, B. (toim.). *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. A Report compiled by the World Conservation Monitoring Center. Chapman & Hall, London. s. 17–39.
- Hansen, E.M. 1999. Disease and diversity in forest ecosystems. *Australasian Plant Pathology* 28: 313–319.
- Harvey, A.E., Jurgenson, M.F. & Larsen, M.J. 1980. Clear-cut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana. *Canadian Journal of Forest Research* 10: 300–303.
- Hawksworth, D.L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research* 95: 641–655.
- & Rossman, Y. 1997. Where are all the undescribed fungi? *Phytopathology* 87: 888–891.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglou, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69–72.
- Helander, M.L. Ranta, H. & Neuvonen, S. 1993. Responses of phyllosphere microfungi to simulated sulphuric and nitric acid deposition. *Mycological Research* 97: 533–537.
- , Sieber, T.N., Petrini, O. & Neuvonen, S. 1994. Endophytic fungi in Scots pine needles: spatial variation and consequences of simulated acid rain. *Canadian Journal of Botany* 72: 1108–1113.
- , Neuvonen, S. & Ranta, H. 1995. Natural variation and effects of anthropogenic environmental changes on endophytic fungi in trees. Julkaisussa: Redlin, S.C. & Carris L.M. (toim.). *Endophytic fungi in grasses and woody plants*. APS Press St. Paul Minnesota, USA. s. 197–207.
- Helgason, T., Daniell, T.J., Husband, R., Fitter, A.H. & Young, J.P.W. Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431.
- Heliövaara, K., Väisänen, R. & Uotila, A. 1989. *Hysterothecia* production of

- Lophodermium species (Ascomycetes) in relation to industrial air pollution. *Karstenia* 29: 29–36.
- Holdenrieder, O. & Sieber, T. 1992. Fungal associations of serially washed healthy non-mycorrhizal roots of *Picea abies*. *Mycological Research* 96: 151–156.
- Hänninen, E., Korhonen, K. & Lipponen, K. 1999. Juurikäävän torjunta kantokäsittelyllä. Metsäteho & Metla, Helsinki. 20 s.
- Jansen, E. & van Dobben, H.F. 1987. Is decline of *Cantharellus cibarius* in the Netherlands due to air pollution? *Ambio* 16: 211–213.
- Jensen, V. 1971. The bacterial flora of beech leaves. *Julkaisussa: Preece, T.F. & Dickinson C.H. (toim.). Ecology of Leaf Surface Micro-organisms. Academic Press, London. s. 462–469.*
- Jentschke, G. & Goldbold, D.L. 2000. Metal toxicity and ectomycorrhizas. *Physiologia Plantarum* 109: 107–116.
- Jones, H.L. & Worrall, J.J. 1995. Fungal biomass in decayed wood. *Mycologia* 87: 459–466.
- Jones, M.D., Durall, D.M., Harniman, S.M.K., Classen, D.C. & Simard, S.W. 1997. Ectomycorrhizal diversity on *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in the greenhouse or outplanted in single-species and mixed plots in southern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1872–1889.
- Jongmans, A.G., van Breemen, N., Lundström, U., van Hees, P.A.W., Finlay, R.D., Srinivasan, M., Unestam, T., Giesler, R., Melkerud, P.-A. & Olsson, M. 1997. Rock-eating fungi. *Nature* 389: 682–683.
- Jonsson, B.G. & Jonsell, M. 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8: 1417–1433.
- Jonsson, L., Dahlberg, A., Nilsson, M.-C., Kären, O. & Zackrisson, O. 1999a. Continuity of ectomycorrhizal fungi in self-regenerating boreal *Pinus sylvestris* forests studied by comparing mycobiont diversity on seedlings and mature trees. *New Phytologist* 142: 151–162.
- , Dahlberg, A., Nilsson, M.-C., Zackrisson, O. & Kären, O. 1999b. Ectomycorrhizal fungal communities in late-successional Swedish boreal forests and composition following wildfire. *Molecular Ecology* 8: 205–217.
- , Dahlberg, A. & Tor-Erik, B. 2000. Spatio-temporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above- and below-ground views. *Forest Ecology and Management* 132: 143–156.
- Jonsson, T., Kokalj, S., Finlay, R. & Erland, S. 1999c. Ectomycorrhizal community structure in a limed spruce forest. *Mycological Research* 103: 501–508.
- Kennedy, A.C. & Smith, K.L. 1995. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils. *Plant and Soil* 170: 75–86.
- Khan, M.R. & Khan, M.W. 1999. Effects of intermittent ozone exposures on powdery mildew of cucumber. *Environmental & Experimental Botany*. 42: 163–171.
- Kirsten, U., Lockhausen, J., Petersen, W., Schell, R., Schult, B., Strube, K., Urbasch, I., Figge, K., Frank, W., Vincon, A. & Frank, H. 1995. Effects of trichloroacetic acid on Norway spruce needles: fungal infection and changes in mesophyll chloroplasts. *Mitteilungen des Institutes für Allgemeine Botanik* 25: 15–24.
- Klironomos, J.N., McCune, J., Hart, M. & Neville, J. 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* 3: 137–141.
- Korhonen, K., Capretti, P., Karjalainen, R. & Stenlid, J. 1998. Distribution of Heterobasidion annosum intersterility groups in Europe. *Julkaisussa: Woodward, S., Stenlid, J., Karjalainen, R. & Hüttermann, A. (toim.). Heterobasidion annosum, Biology, ecology, impact and control. CAB International, Wallingford, Oxon, UK. s. 93–104.*
- Kotiranta, H., & Niemelä, T. 1996. Threatened polypores in Finland. *Ympäristöopas*,

- 10, Suomen Ympäristökeskus, Helsinki. 184 s.
- Kowalski, T. & Kehr, R.D. 1996. Fungal endophytes of living branch bases in several European tree species. Julkaisussa: Redlin, S.C. & Carris L.M. (toim.). Endophytic fungi in grasses and woody plants. APS Press, St. Paul Minnesota, USA. s. 67–86.
- & Gajosek, M. 1998. Endophytic mycobiota in stems and branches of *Betula pendula* to a different degree affected by air pollution. *Österreichische Zeitschrift für Pilzkunde* 7: 13–24.
- Kranabetter, J.M. 1999. The effect of refuge trees on a paper birch ectomycorrhiza community. *Canadian Journal of Botany* 77: 1523–1528.
- Kurkela, T. 1997a. The number of *Cladosporium* conidia in the air in different weather conditions. *Grana* 36: 54–61.
- 1997b. Ascospore discharge by *Neofabraea populi*, a cortical pathogen on *Populus*. *Karstenia* 37: 19–26.
- Kuyper, T.W. 1988. The effect of forest fertilization on the abundance and diversity of ectomycorrhizal fungi. Julkaisussa: Jansen, A.E., Dighton, J., Bresser, A.H. (toim.). Ectomycorrhizas and acid rain. Commission of the European Communities. Brussels, Belgium. s. 146–149.
- Laiho, O. 1970. *Paxillus involutus* as a mycorrhizal symbiont of forest trees. *Acta Forestalia Fennica* 106. 70 s.
- Lappalainen, J.H., Koricheva, J., Helander, M.L. & Haukioja, E. 1999. Densities of endophytic fungi and performance of leafminers (Lepidoptera: Eriocraniidae) on birch along a pollution gradient. *Environmental Pollution* 104: 99–105.
- Levin, S.A. 1992. Problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 1943–1967.
- Lilja, A. 2000. Uusi *Phytophthora* -sieni leppien uhkana Euroopassa. *Taimiuutiset* 1/2000: 26–28.
- Lindblad, I. 1998. Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. *Nordic Journal of Botany* 18: 243–255.
- Livsey, S. 1995. Ecology of endophytic microfungi in Norway spruce crowns. Väitöskirja, Swedish University of Agriculture, Uppsala. 43 s.
- Magan, N., Kirkwood, I.A., McLeod, A.R. & Smith, M.K. 1995. Effect of open-air fumigation with sulphur dioxide and ozone on phyllosphere and endophytic fungi of conifer needles. *Plant, Cell and Environment* 18: 291–302.
- Marillery, L., Vogt, G., Blanc, M. & Aragno, M. 1998. Bacterial diversity in the bulk soil and rhizosphere fractions of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* as revealed by PCR restriction analysis of 16S rDNA. *Plant and Soil* 198: 219–224.
- Martikainen, P.J. & Palojarvi, A. 1990. Evaluation of the fumigation-extraction method for the determination of microbial C and N in a range of forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 22: 797–802.
- Meentemeyer, V. & Box, E.O. 1987. Scale effects in landscape studies. Julkaisussa: Turner, M. G. (toim.). Landscape Heterogeneity and Disturbance. Springer-Verlag, New York. s. 15–34.
- Metsäteho. 1992. Ympäristönhoito. Metsäteho, Helsinki. 11 s.
- Mikola, P. 1973. Application of mycorrhizal symbiosis in forestry practice. Julkaisussa: Ectomycorrhizae – Their Ecology and Physiology. Julkaisussa: Marks, G.C. & Kozłowski, T.T. (toim.). Academic Press, New York. s. 383–411.
- , Laiho, O., Erikäinen, J. & Kuvaja, K. 1964. The effect of slash burning on the commencement of mycorrhizal association. *Acta Forestalia Fennica* 77. 13 s.
- Miller, O.K., Jr. 1983. Ectomycorrhizae in the Agaricales and Gasteromycetes. *Canadian Journal of Botany* 61: 909–916.
- Minter, D.W. 1994. The Rhytismatales on conifers from Europe. Julkaisussa: Capretti, P., Heiniger, U. & Stephan, R. (toim.). Shoot and foliage diseases in forest trees. Proceedings of a joint meeting of the working parties canker and shoot blight of conifers and foliage diseases. Vallombrosa, Firenze, Italy, June 6–11, 1994. s. 65–77.

- Molina, R. & Trappe, J.M. 1982. Lack of mycorrhizal specificity by the ericaceous hosts *Arbutus menziesii* and *Arctostaphylos uva-ursi*. *New Phytologist* 90: 495–509.
- , O'Dell, T., Dunham, S. & Pilz, D. 1999. Biological diversity and ecosystem functions of forest soil fungi: Management implications. *Julkaisussa: Meurisse, R.T., Ypsilantis, W.G. & Seybold, C. (toim.). Proceedings: Pacific Northwest forest and rangeland soil organism symposium. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report PNW-GTR-461. s. 45–58.*
- Moody, S.A., Newsham, K.K., Ayres, P.G. & Paul, N.D. 1999. Variation in the responses of litter and phylloplane fungi to UV – B radiation (290–315 nm). *Mycological Research* 103: 1469–1477.
- Moser, J.C., Perry, T.J. & Solheim, H. 1989. Ascospores hyperphoretic on mites associated with *Ips typographus*. *Mycological Research* 93: 513–517.
- Müller, M.M. & Hallaksela, A.-M. 1994. Variation in combined fatty acid and sterol profiles of *Ascocoryne*, *Nectria*, and *Neobulgaria*-strains isolated from Norway spruce. *European Journal of Forest Pathology* 24: 11–19.
- Müller, M.M. & Hallaksela, A.-M. 1998a. Diversity of Norway spruce needle endophytes in various mixed and pure Norway spruce stands. *Mycological Research* 102: 1163–1168.
- & Hallaksela, A.-M. 1998b. A chemotaxonomical method based on FAST-profiles for the determination of phenotypic diversity of spruce needle endophytic fungi. *Mycological Research* 102: 1190–1197.
- & Hallaksela, A.-M. 2000. Fungal diversity in Norway spruce – a case study. *Mycological Research* 104: 1139–1145.
- & Hantula, J. 1998. Diversity of *Tiarsporella parca* in Finland, Norway and Switzerland. *Mycological Research* 102: 1163–1168.
- , Kantola, R. & Kitunen, V. 1994. Combining sterol and fatty acid profiles for the characterization of fungi. *Mycological Research* 98: 593–603.
- & Kantola, R., Korhonen, K. & Uotila, J. 1995. Combined fatty acid and sterol profiles of *Heterobasidion annosum* intersterility groups S, P and F. *Mycological Research* 99: 1025–1033.
- & Uotila, A. 1997. The diversity of *Gremmeniella abietina* var. *abietina* FAST-profiles. *Mycological Research* 101: 557–564.
- , Valjakka, R., Suokko, A. & Hantula, J. 2001a. Diversity of endophytic fungi of single Norway spruce needles and their role as pioneer decomposers. *Molecular Ecology* 10: 1801–1810.
- , Varama, M., Heinonen, J. & Hallaksela, A.-M. 2001b. Influence of insects on the diversity of fungi in decaying spruce wood in managed and natural forests. *Forest Ecology and Management (painossa)*.
- Newman, E.I. 1978. Root microorganisms: their significance in the ecosystem. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 53: 511–554.
- Økland, B., Bakke, A., Hågvær, S. & Kvamme, T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multi-scaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* 5: 75–100.
- Paavolainen, L., Kurkela, T., Hallaksela, A.-M. & Hantula, J. 2000. *Pleomassaria siiparia* is composed of two biological species, both of which occur in dead twigs of *Betula pendula* and *B. pubescens*. *Mycologia* 92: 253–258.
- Pennanen, T., Frostegård, Å., Fritze, H. & Bååth, E. 1996. Phospholipid fatty acid composition and heavy metal tolerance of soil microbial communities along two heavy metal-polluted gradients in coniferous forests. *Applied and Environmental Microbiology* 62: 420–428.
- , Perkiömäki, J., Kiikkilä, O., Vanhala, P., Neuvonen, S. & Fritze, H. 1998. Prolonged, simulated acid rain and heavy metal deposition: separated and combined effects on forest soil microbial

- community structure. *FEMS Microbiology Ecology* 27: 291–300.
- Petrini, O. 1996. Ecological and physiological aspects of host-specificity in endophytic fungi. *Julkaisussa: Redlin, S.C. & Carris L.M. (toim.). Endophytic fungi in grasses and woody plants. APS Press, St. Paul, Minnesota, USA. s. 87–100.*
- & Fisher, P.J. 1988. A comparative study of fungal endophytes in xylem and whole stem of *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica*. *Transactions of the British Mycological Society* 91: 233–238.
- Pietikäinen, J., Kiikkilä, O. & Fritze, H. 2000. Charcoal as a habitat for microbes and its effect on the microbial community of the underlying humus. *Oikos* 89: 231–242.
- Pilz, D.P. & Perry, D.A. 1984. Impact of clearcutting and slash burning on ectomycorrhizal associations of Douglas-fir seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 94–100.
- Pirttilä, A.M., Laukkanen, H., Pospiech, H., Myllylä, R. & Hohtola, A. 2000. Detection of intracellular bacteria in the buds of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) by in situ hybridization. *Applied and Environmental Microbiology* 66: 3073–3077.
- Podger, F.D. 1972. *Phytophthora cinnamomi*, a cause of lethal disease in indigenous plant communities in Western Australia. *Phytopathology* 62: 972–981.
- Priha, O., Grayston, S.J., Hiukka, R., Pennanen, T. & Smolander, A. 2001. Microbial community structure and characteristics of the organic matter in soils under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at two forest sites. *Biology and Fertility of Soils* 33: 17–24.
- Rassi, P., Kaipainen, H., Mannerkoski, I. & Ståhls, G. (toim.). 1992. Uhanalaisten eläinten ja kasvien seurantatoimikunnan mietintö, komiteamietintö 30/1991. Ympäristöministeriö, Helsinki. 328 s.
- Raynor, G.S. 1971. Wind and temperature structure in a coniferous forest and a contiguous field. *Forest Science* 17: 351–363.
- Reddy, M.S., Funk, L.M., Covert, D.C., He, D.N. & Pedersen, E.A. 1997. Microbial inoculants for sustainable forests. *Julkaisussa: Bouman, O.T. & Brand, D.G. (toim.). Sustainable forests: global challenges and local solutions. Part II. Journal of Sustainable Forestry* 5: 293–306.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1–51.
- Rondon, M.R., Goodman, R.M. & Handelsman, J. 1999. The earth's bounty: assessing and accessing soil microbial diversity. *Trends in Biotechnology* 17: 403–409.
- , August, P.R., Bettermann, A.D., Brady, S.F., Grossman, T.H., Liles, M.R., Loiacono, K.A., Lynch, B.A., MacNeil, I.A., Minor, C., Tiong, C.L., Gilman, M., Osborne, M.S., Clardy, J., Handelsman, J. & Goodman, R.M. 2000. Cloning the soil metagenome: a strategy for accessing the genetic and functional diversity of uncultured microorganisms. *Applied and Environmental Microbiology* 66: 2541–2547.
- Saikkonen, K., Faeth, S.H., Helander, M. & Sullivan, T.J. 1998. Fungal endophytes: a continuum of interactions with host plants. *Annual Review of Ecological Systematics* 29: 319–343.
- , Helander, M., Faeth, S.H., Schulthess, F. & Wilson, D. 1999. Endophyte-grass-herbivore interactions: the case of *Neotyphodium* endophytes in Arizona fescue populations. *Oecologia* 121: 411–420.
- Sairanen, A. 1990. Site characteristics of Scots pine stands infected by *Gremmeniella abietina* in central Finland. I: Mineral soil sites. *Acta Forestalia Fennica* 216. 27 s.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Saunders, S.C., Chen, J., Crow, T.R. & Brosofske, K.D. 1998. Hierarchical relation-

- ships between landscape structure and temperature in a managed forest landscape. *Landscape Ecology* 13: 381–395.
- Selosse, M.-A., Bouchard, D., Martin, F. & Le Tacon, F. 2000. Effect of *Laccaria bicolor* strains inoculated on Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) several years after nursery inoculation. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 360–371.
- Senn-Irlet, B. & Bieri, G. 1999. Sporocarp succession of soil-inhabiting macrofungi in an autochthonous subalpine Norway spruce forest of Switzerland. *Forest Ecology and Management* 124: 169–175.
- Shaffer, B.T., Widmer, F., Porteous, L.A. & Seidler, R.J. 2000. Temporal and spatial distribution of the *nifH* gene of N_2 fixing bacteria in forests and clearcuts in western Oregon. *Microbial Ecology* 39: 12–21.
- Shaul, O., Galili, S., Volpin, H., Ginzberg, I., Elad, Y., Chet, I. & Kapulnik, Y. 1999. Mycorrhiza-induced changes in disease severity and PR protein expression in tobacco leaves. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 12: 1000–1007.
- Siitonen, J. 1998. Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle – kirjallisuuskatsaus. *Julkaisussa: Annila E. (toim.). Monimuotoinen metsä. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 705: 131–161.
- Simard, S.W., Perry, D.A., Jones, M.D., Myrold, D.D., Durall, D.M., & Molina, R. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388: 579–582.
- Sippola, A.-L. & Renvall, P. 1999. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: A 40-year perspective. *Forest Ecology and Management* 15: 183–201.
- Smith, D.H., Smith, W.H. & Reifsnyder, W.E. 1994. Silviculture, pests and disease, forest and wildland fires. *Julkaisussa: Griffiths, J.F. (toim.). Handbook of agricultural meteorology. Oxford University Press, New York.* s. 210–219.
- Stendell, E.R., Horton, T.R. & Bruns, T.D. 1999. Early effects of prescribed fire on the structure of the ectomycorrhizal fungus community in a Sierra Nevada ponderosa pine forest. *Mycological Research* 103: 1353–1359.
- Su, H., van Bruggen, A.H.C. & Subbarao, K.V. 2000. Spore release of *Bremia lactucae* on lettuce is affected by timing of light initiation and decrease in relative humidity. *Phytopathology* 90: 67–71.
- Taylor, A.F.S. & Read, D.J. 1996. A European North-South survey of ectomycorrhizal populations on spruce. *Julkaisussa: Azcon-Aguilar, C. & Barea, J.M. (toim.). Mycorrhizas in integrated systems: from genes to plant development. European Commission Report EUR 16728, Brussels.* s. 144–147.
- Tiedje, J.M. 1995. Approaches to the comprehensive evaluation of prokaryote diversity of a habitat. *Julkaisussa: Allsopp, D., Colwell, R.R. & Hawksworth, D.L. (toim.). Microbial Diversity and Ecosystem Function. CAB International Oxon, UK.* s. 73–87.
- Timonen, S., Jørgensen, K.S., Haahtela, K. & Sen, R. 1998. Bacterial community structure of Scots pine -*Suillus bovinus* and -*Paxillus involutus* mycorrhizospheres in dry pine forest soil and nursery peat. *Canadian Journal of Microbiology* 44: 499–513.
- Tirri, R., Lehtonen, J., Lemmetyinen, R., Pihaakaski, S. & Portin, P. 1993. *Biologian sanakirja. Otava, Helsinki.* 607 s.
- Torsvik, V., Goksøyr, J. & Daae, F.L. 1990. High diversity in DNA of soil bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 56: 782–787.
- Trappe, J.M. 1977. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. *Annual Review of Phytopathology* 15: 203–222.
- Wainhouse, D., Rose, D.R. & Peace, A.J. 1997. The influence of preformed defences on the dynamic wound response in spruce bark. *Functional Ecology* 11: 564–572.
- Vainio, E.J. & Hantula, J. 2000. Genetic differentiation between European and North American populations of *Phlebiopsis gigantea*. *Mycologia* 92: 436–446.

- Vauterin, L., Rademaker, J. & Swings, J. 2000. Synopsis on the taxonomy of the Genus *Xanthomonas*. *Phytopathology* 90: 677–682.
- Wayne, L., Brenner, D.J., Colwell, R.R., Grimont, P.A.D., Kandler, O., Krichevsky, M.I., Moore, L.H., Moore, W.E.C., Murray, R.G.E., Stackebrandt, E., Starr, M.R. & Trüper, H.G. 1987. Report of the Ad Hoc Committee on Reconciliation of Approaches to Bacterial Systematics. *International Journal of Systematic Bacteriology* 37: 463–464.
- Webber, J. 1981. A natural biological control of Dutch elm disease. *Nature* 292: 449–451.
- Widmer, F., Shaffer, B.T., Porteous, L.A. & Seidler R.J. 1999. Analysis of nifH gene pool complexity in soil and litter at a Douglas fir forest site in the Oregon Cascade Mountain range. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 374–380.
- Visser, S. & Parkinson, D. 1999. Wildfire vs. clearcutting: impacts on ectomycorrhizal and decomposer fungi. *Julkaisussa: Proceedings: Pacific Northwest forest and rangeland soil organism symposium* 461. s. 114–123.
- Väre, H. 1989. The mycorrhizal condition of weakened Scots pine saplings grown on ploughed sites in northern Finland. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 341–346.



Kuva: E. Oksanen

Monimuotoisuus ja talous

13 Luontokohteiden huomioon ottamisen vaikutukset metsätilan talouteen

Jari Jämsä ja Lauri Valsta

Johdanto

Pitkällä aikavälillä kestävä metsien hyödyntäminen edellyttää perusluonteisten ekologisten toimintojen ylläpitoa ja tarvittaessa ennallistamista sekä biologisen monimuotoisuuden suojelemista. Luonnon toimintojen ja biologisen monimuotoisuuden turvaamisesta voidaan huolehtia esimerkiksi perustamalla täysin luonnontilaisten metsien suojeluverkosto ja palauttamalla talouskäytössä oleviin metsiin luonnonmetsille ominaisia piirteitä. Metsäluonnon biodiversiteetin eli monimuotoisuuden turvaamiseksi ei nykytietämyksen mukaan riitä pelkästään luonnonsuojelualueiden perustaminen, vaan myös talousmetsien hoidossa ja käytössä on ympäristönäkökohdat otettava huomioon. Viime aikoina onkin esitetty, että laajojen suojelualueiden tarvetta voidaan vähentää suojelemalla avainbiotooppeja ja turvaamalla luonnonmetsille ominaiset olosuhteet myös talousmetsissä, vaikka suojelualueverkon täydentämiseen on edelleen paineita etenkin Etelä-Suomessa (esim. Metsien suojelun tarve ... 2000).

Kestävyys on ollut keskeisenä periaatteena Suomen metsälainsäädännössä ja metsänkäsittelyohjeissa aikaisemmin. Tämä on tarkoittanut kestävyys tavoittelua esimerkiksi metsäpinta-alassa, kokonaispuustossa ja metsien kasvussa. Kysymys on siis ollut lähinnä

puuntuotannollisesta kestävyydestä tai paremminkin hakkuumahdollisuuksien lisäämisestä. Metsäpolitiikkaa on 1990-luvulla pyritty hahmottelemaan uudelleen sekä sen tavoitteenasettelun että keskeisten keinojen osalta siten, että puuntuotannollisen kestävyys rinnalle on nostettu luonnonsuojelu ja metsäluonnon monimuotoisuus sekä sosiaaliset näkökohdat osana metsävarojen kestävää käyttöä (Metsätalouden ympäristöohjelma 1994, Kansallinen metsäohjelma ... 1999). Uuteen metsälainsäädäntöön sisältyykin tavoite metsien ekologisesti, taloudellisesti ja sosiaalisesti kestävästä käytöstä edistämiseksi. Metsälaki ja luonnonsuojelulaki suojaavat tiettyjä erityisen tärkeitä luontokohteita, kuten lähteiden ja pienten lampien lähiympäristöjä, eräitä reheviä kasvupaikkoja ja uhanalaisten lajien elinympäristöjä. Lisäksi metsänkäsittelyohjeet ja metsäsertifioinnin kriteeristö suosittelvat säästämään vapaaehtoisesti muut arvokkaat luontokohteet.

Metsätalouden tavoitteiden muuttuminen 1990-luvulla ja nyt uudelle vuosituhannelle saavuttaessa on ollut välttämätöntä myös ihmisten lisääntyneen ympäristötietoisuuden takia. Erilaisten metsäteollisuustuotteiden ostajien vaatimuksena on, että tuotteen koko elinkaaren aikana otetaan ympäristökysymykset huomioon. Ympäristön- ja luonnonhoidon merkitys talousmetsien käsittelyssä onkin viimeisen 10 vuoden aikana selvästi lisääntynyt. Kaikissa metsätalouden organisaatioissa on otettu käyttöön

uudet, metsäluonnon monimuotoisuutta korostavat metsänhoitosuosituksot ja -ohjeet. Arvokkaiden luontokohteiden säilyttäminen on myös metsäsertifiointin edellytyksenä ja siten metsänomistajalle tärkeä taloudellinen tekijä. Sertifioidun puu ei välttämättä mene kaupaksi tai siitä maksetaan huonompi hinta kuin sertifioituista metsistä tulevasta puusta. Toisaalta taas metsien käsittelyn muuttuminen on aiheuttanut huolta metsätalouden kannattavuuden heikkenemisestä.

Monimuotoisuuden turvaamisen ja suojelun taloudellisia vaikutuksia on tutkittu jonkin verran metsikkö- (Lämås 1996), metsälö- (Calderon 1994, Carlén 1994, Järveläinen ym. 1997, Tenhola 1999) ja suuraluetasolla (Nuutinen ym. 1996, Leppänen ym. 2000). Lisäksi esimerkiksi Metsähallituksessa on arvioitu alue-ekologisen suunnittelun ja uusien metsänkäsittelyohjeiden vaikutuksia puuntuotantokustannuksiin (Korhonen 1997). Tutkimuksen ”Metsien biodiversiteetin vaikutukset metsätilan talouteen” tavoitteena on ollut selvittää, mitä kustannuksia metsätiloille aiheutuu monimuotoisuuden huomioon ottamisesta metsänkäsittelyssä. Empiirinen tarkastelu perustuu monimuotoisuuden hyväksi tehtävien toimenpiteiden suhteen vaihtoehtojen oletusten mukaisiin metsäsuunnitelmiin. Monimuotoisuuden aiheuttamat kustannukset saadaan metsäsuunnitelmavaihtoehtojen taloudellisten erojen perusteella. Pelkän kustannusvertailun ohella on pyritty arvioimaan kustannuksiin vaikuttavia tekijöitä. Tutkimuksen teoreettispainotteisessa osassa on ollut tavoitteena laskea biodiversiteetin huomioon ottamisen taloudellisia vaikutuksia erilaisilla suojelustrategioilla ja toisaalta erilaisilla metsälörakenteilla (Valsta 1999). Suojelun hyötyvaikutuksia ei ole otettu mukaan tarkasteluihin,

vaikka voidaankin ennustaa, että metsien vapaaehtoisella suojelulla on tulevaisuudessa mm. ihmisten mielikuviin liittyvää rahassakin mitattavaa markkina-arvoa.

Aineisto

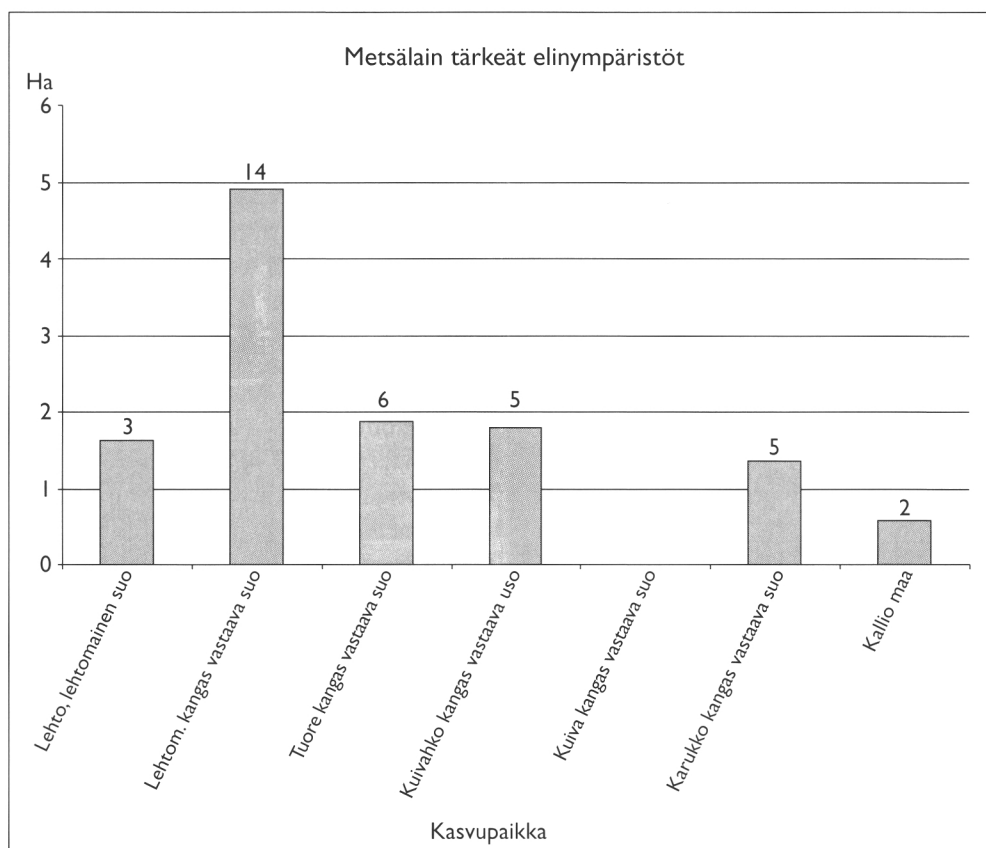
Tutkimuksen teoreettinen osa pohjautuu laskennalliseen aineistoon ja empiirinen osa Etelä-Savon ja Kymin metsäkeskusten toimittamaan uudenmuotoisista metsäsuunnitelmista (nk. Solmu-suunnitelmista) saatuu aineistoon. Solmu on monitavoitteisen metsäsuunnittelun paikkatietojärjestelmä, jolla laaditaan metsänomistajille tilakohtaisia metsäsuunnitelmia (Oksanen-Peltola 1999, Tokola ym. 2000). Metsäsuunnittelun maastotyön aikana käydään jokaisella metsikkökuvilla paitsi mittaamassa puusto- ja kasvu-paikkatiedot ja arvioimassa hakkuu- ja metsänhoitotyötarpeet myös keräämässä tiedot monimuotoisuudesta ja muista erityispiirteistä (Solmu-maastotyöopas 1996). Solmu-suunnitelmien laadinta aloitettiin varsinaisesti vuonna 1996, joskin tiedonkeruuta ja järjestelmää on testattu jo vuoden 1995 aikana. Järjestelmä on otettu käyttöön kuitenkin asteittain ja vielä nykyään valtaosa aineistoista on siirretty käytöstä poistettavista TASO- ja NALLE-järjestelmistä.

Kuviotiedot saatiin käyttöön kahdeksalta tilalta, joista kaksi jouduttiin hylkäämään. Toisella tilalla oli arvokas lehto, jonka pinta-ala oli noin kolmasosa tilan pinta-alasta. Tila oli kuitenkin nk. välialuetila eli sille ei oltu tilattu metsätaloussuunnitelmaa. Toisella tilalla metsätaloussuunnitelmaan ei oltu merkitty arvokkaita luontokohteita. Aineiston saamisen hankaluuteen (ja siten aineiston pienuuteen) saattoi vaikuttaa se, että Solmu-metsäsuunnittelujärjestelmä on otettu käyttöön aika äskettäin (1996).

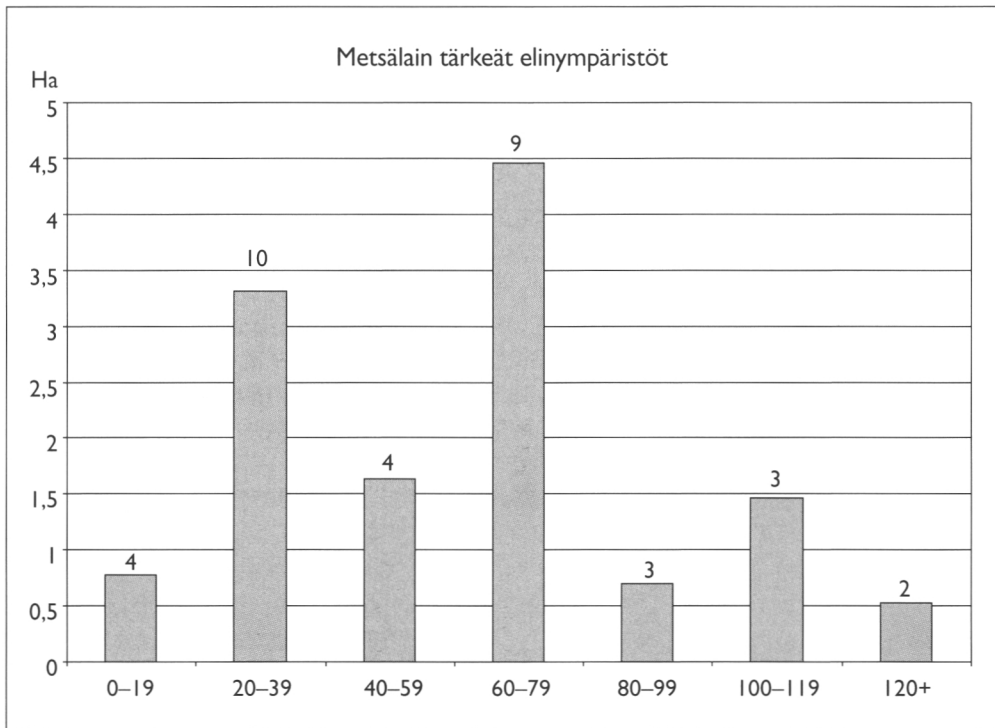
Käyttöön saadun aineiston maastotiedot on kerätty vuosina 1997–1999. Aineiston käyttöön piti saada myös metsätilan omistajan lupa. Tämä sinänsä ymmärrettävä vaatimus saattoi vaikeuttaa aineistojen hankintaa metsäkeskuksista. Lisäksi ongelmaksi osoittautui sellaisten Solmu-suunnitelmien löytäminen, joilla on monimuotoisuuden kannalta huomion arvoisia kohteita. Kaikissa metsäkeskuksissa ei arvokkaita luontokohteita myöskään merkitä metsäsuunnittelun yhteydessä varsinaiseen suunnitelmaan, vaan harkinta luontokohteen arvokkuudesta jää myöhemmin tehtäksi.

Lopullinen aineisto koostuu joukosta sellaisia metsätiloja, joilla on biodiversiteetin kannalta merkittäviä luontokohteita.

Tilojen koko vaihteli 30,3–79,3 hehtaarin välillä ja luontokohteiden pinta-ala 0,1–1,57 hehtaarin välillä tiloittaisen keskikoon vaihdellessa 0,2–0,94 hehtaarin välillä. Luontokohteita oli yhteensä 38 kuviolla. Niistä 25 sijaitsi metsämaaksi luokitelluilla kuvioilla, kymmenen kitumaalla ja kolme joutomaalla. Joutomaan arvokkaat luontokohteet samoin kuin pääosa kitumaan luontokohteista sijaitsivat karuilla soilla. Joutomaa-alueet jätettiin joka tapauksessa laskelmien ulkopuolelle riippumatta siitä, sijaitsiko niillä arvokkaita luontokohteita vai ei. Koko aineistossa metsä- ja kitumaan luontokohteiden keskikoko oli 0,35 ha. Näiden lisäksi tilojen kuvioilla sijaitsi vaihteleva määrä pistemäisiksi



Kuva 1. Arvokkaiden luontokohteiden kokonaispinta-alat eri kasvupaikoilla metsä- ja kitumaalla (pylvään yläpuolella esitetty luontokohdekuvioiden lukumäärä ko. kasvupaikalla).



Kuva 2. Arvokkaiden luontokohteiden kokonaispinta-alat ikäluokkaryhmittäin metsä- ja kitumaalla (pylvään yläpuolella esitetty luontokohdekuvioiden lukumäärä ko. ikäluokassa).

merkittyjä hyvin pienialaisia luontokohteita, joiden merkitystä metsätalouden kannalta ei tässä pystytty selvittämään, eli ne jäivät laskelmissa huomiotta. Luontokohteiden jakautuminen eri kasvupaikoille ja ikäluokkiin on esitetty kuvissa 1 ja 2.

Menetelmät

Aineiston esikäsittely

Metsäsuunnitelmatiedot toimitettiin metsäkeskuksista Xforest–Xforest-tiedonsiirtona (Tokola ym. 2000), jolloin koko aineisto voitiin toimittaa sähköpostina. Merkittävät luontokohteet etsittiin suunniteluaineistoista Solmu-suunnitelujärjestelmän avulla ja niiden käyttörajoitusta muutettiin. Suojeltaviksi luonto-

kohteiksi hyväksyttiin Solmu-metsäsuunnitelujärjestelmän koodimerkinnot 40 (avainbiotooppi) ja 43 (metsälain tärkeä elinympäristö). Luonnonsuojelulaisessa mainittuja luontotyyppejä ei aineistossa esiintynyt.

Luontokohteiden erottelussa Solmu-aineistosta käytettiin kolmea eri menetelmää. Joissakin, tutkimuksen kannalta parhaassa tapauksissa, suunnittelija oli suoraan erotellut merkittävän luontokohteen omaksi kuviokseen. Toisessa tapauksessa luontokohteet oli kuvattu metsäkeskuksessa erilliseen rekisteriin ja niistä oli tiedossa sijainti, pinta-ala sekä mahdollisesti puustonkuvaus ja erillinen karttakuva. Näissä tapauksissa Solmu-ohjelmiston avulla pyrittiin erottamaan kohde omaksi kuviokseen. Hankalimassa tapauksessa oli aineistossa ainoastaan merkintä merkittävän luontokohteen

teen sijainnista kuviolla, jolloin luontokohteen vaikutusalue oli arvioitava toimistotyönä. Sellaiset luontoarvoiltaan tärkeät kohteet, joista oli vain merkintä kuviotiedoissa tai luontokohteen kuvaus oli muuten puutteellinen (vaikutusala, puuston kuvaus tms. puutteen) olisivat vaatineet maastokäynnin. Lisäksi tiloilla oli vaihteleva määrä nk. pistemäisiä luontokohteita, kuten kallioita, suppia ja pienvesiä, joita ei eroteltu laskelmissa puuntuotannon ulkopuolelle, mutta jotka tulisi ottaa huomioon korjuun yhteydessä ja jotka lisäävät näin korjuun kustannuksia. Kuviotietojen oikeellisuutta ei myöskään päästy tarkastamaan, mutta sillä ei ole vaikutusta laskelmien tuloksiin.

Lopuksi Solmu-suunnitelman kuviotiedot kirjoitettiin Solmu-järjestelmässä MELA-aineiston muotoon jatkoanalyysiä varten (Tokola ym. 2000). MELA-aineiston muodostus tehtiin metsätalouden kehittämiskeskus Tapion Lasti-ohjelmalla, koska MELA-ohjelmistoon liitetty laajennusosa MELA-aineiston muodostukseen ei ole sellaisenaan yhteensopiva Solmu-aineistojen kanssa. Tiedonsiirtoihin ei sinällään sisältynyt ongelmia, joskin muodostettua MELA-aineistoa jouduttiin jonkin verran korjailemaan ohjelmallisesti.

Käsittely- ja kehitysvaihtoehtojen perusteet

Vaihtoehtoiset metsäsuunnitelmat laadittiin MELA-ohjelmistolla, jonka uusimpaan versioon (MELA99) on sisäänrakennettu uudet metsänkäsittelysuositukset (parametrien oletusarvot), asennettu uudet kasvumallit turvemaille ja koivulle kangasmailla sekä sovitettu uudet tuottavuuteen ja aikatutkimuksiin perustuvat korjuukustannusmallit (Siitonen ym. 1996, 1999, Nuutinen ym. 1998).

Metsikkökuvioiden käsittely- ja kehityssarjat tuotettiin puukohtaisiin malleihin perustuvalla MELA-ohjelmiston metsikkösimulaattorilla (Siitonen ym. 1996, 1999). MELA-ohjelmistossa luonnonprosessimalleina käytetään Ojansuun ym. (1991) metsien uudistamiseen ja puuston kehitykseen, Ojansuun (1996) kasvupaikan kuvaukseen, Hynysen (1996) puuston kasvuun ja luonnonpoistumaan sekä Hökän (1996) suometsien kasvuun liittyviä malleja. Metsäsuunnitelmien tietoja ei ajantasaistettu laskennallisesti (puustotietoja ei kasvatettu nykyhetkeen) vaan laskennan lähtökohtana käytettiin maastossa kerättyjä tietoja. Käsittelyt perustuvat Metsätalouden kehittämiskeskus Tapion metsänkäsittelysuosituksiin vuodelta 1994 (Luonnonläheinen metsänhoito 1994). Hakuuvaihtoehtoina käytettiin runkolukuun ja pohjapinta-alaan perustuvia harvennuksia, avo-, suojuspuu ja siemenpuuhakkuita sekä ylispuiden poistoa. Hakkuiden lisäksi laskelmissa sallittuja metsänkäsittelyjä olivat metsänuudistamiseen liittyvä raivaus, maanpinnan käsittely ja viljely sekä taimikonhoito. Lannoitus, ojitus ja pystypuiden karsinta eivät olleet mukana käsittelyvaihtoehtojen simuloinnissa.

Käytettyjen laskentaparametrien määrittely ja kysymyksen asettelu toteutettiin osin tutkimuksen teoreettisesta osasta saatujen tulosten perusteella ja saatuja tuloksia verrattiin teoreettisen osan tuloksiin. Eri tutkimusten tulkinnan kannalta teoreettisen osan merkittävä tulos oli, että mikäli suojelun kustannukset määritetään lyhyehkön laskentakauden (10–30 v.) perusteella, niillä on taipumus tulla yliarvioituiksi. Niinpä tässä tutkimuksessa laskelmat laadittiin noin kiertojen pituiselle ajanjaksolle (80 v.).

MELA:ssa taloudellisten tarkastelujen lähtökohtana käytetään puuston arvoa tienvarressa. Nettotulot saadaan vä-

hentämällä tievarsihintaisista hakkuutuloista korjuun ja metsänhoidon kustannukset. Näin esimerkiksi eri hakkuuvaihtoehdoista eri metsiköissä ja eri ajankohtina aiheutuvat tulot ja kustannukset tulevat otetuksi huomioon laskelmissa. Tienvarsihintoina käytettiin vuosina 1986–1995 Etelä-Suomessa toteutuneiden hankintahintojen (Metsätilastollinen vuosikirja 1996) vuoden 1995 hintatasolla laskettuja keskiarvoja puutavara-lajeittain.

Hakkuulaskelmavaihtoehdot

Metsikkösimulaattorilla muodostetuista metsiköiden vaihtoehtoisista käsittelykehityssarjoista haettiin metsälötason tuotanto-ohjelmat lineaariseen optimointiin perustuvalla JLP-ohjelmistolla (Lappi 1992), joka on yksi MELA-järjestelmän toiminnallisista osista. Lineaarisen optimoinnin tavoitefunktiona oli nettotulojen nykyarvon maksimointi. Laskelmat tehtiin kahden ja neljän prosentin korkokannoilla.

Suunnitelmavaihtoehdot olivat 1) rajoittamaton laskenta ilman toiminnan kestävyys- ja lopputilan puustovaatimuksia sekä 2) toiminnan kestävyuden huomioon ottava laskelma. Rajoittamattomassa laskelmassa periaatteessa kaikki sovellettujen metsänkäsittelysuositusten mukaan hakattavissa olevat kohteet voitiin hakata. Toiminna kestävyuden huomioon ottavassa laskelmassa puuntuotannon kestävyys laskelma-ajan kuluessa varmistettiin siten, että nettotulot ja hakkuukertymä olivat tasaisia tai nousevia laskelmakauden ajan (puuntuotannon kestävyysvaatimus laskelmakauden ajalle) ja puuston tuottoarvo käytetyllä korkokannalla laskettuna oli laskelma-ajan lopussa vähintään laskelman alkutietokannan tasolla (puuntuotannon kestävyysvaatimus laskelmakauden jälkeen).

Vaihtoehtoisia metsätaloussuunnitelmia koostettaessa laskettiin ensin puhtaasti liiketaloudellinen ratkaisu ilman luontokohteiden käyttörajoituksia ja tämän jälkeen laskelmat uusittiin samoilla laskentaparametreilla ottamalla huomioon monimuotoisuutta koskevat säädökset. Monimuotoisuuden aiheuttamat kustannukset saatiin tämän jälkeen näiden metsäsuunnitelmavaihtoehtojen taloudellisten erojen perusteella. Laadittuja laskelmia ei kuitenkaan pyritty vertaamaan alkuperäiseen, metsäkeskuksen metsänomistajalle laatimaan metsätaloussuunnitelmaan.

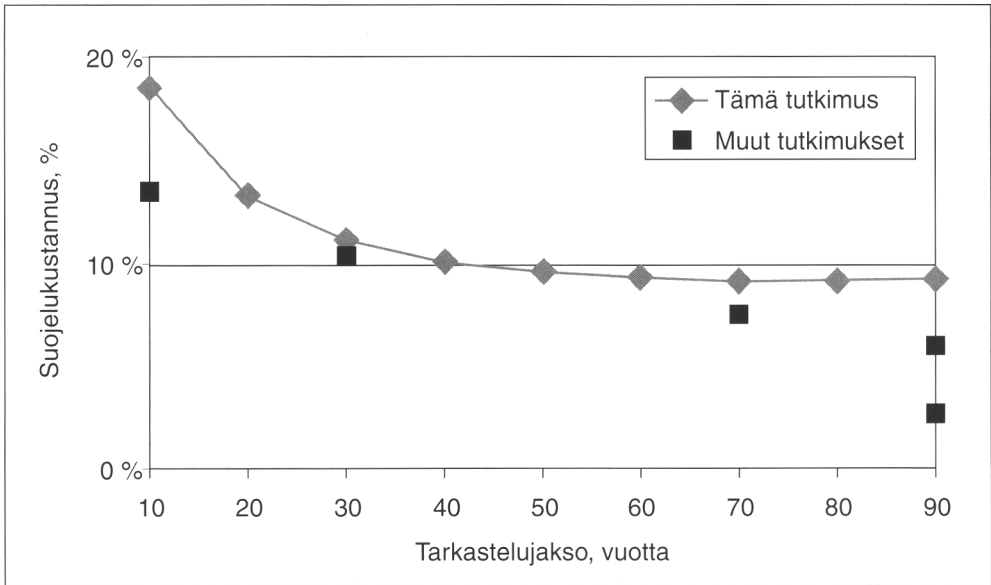
Koska laskelmissa oli lineaarisen optimoinnin tavoitefunktiona nettotulojen nykyarvon laskenta, optimointitehtävä määritteli puuntuotannon taloudelliseksi toiminnaksi. Toiminnan kannattavuusvaatimus määräytyi nettotulojen nykyarvon laskennassa käytetyn laskentakoron ja optimoinnissa sovellettujen rajoitteiden yhteisvaikutuksena. Nettotulojen nykyarvon laskennassa käytettävä korkokanta voidaan tulkita ennen muuta keinoksi tuottaa ajan suhteen etu- tai takapainoisia hakkuumääriä taloudellisilla perusteilla. Tässä käytettiin sekä kahden että neljän prosentin korkokantaa.

Lisäksi tarkasteltiin vielä sitä, miten avohakkuista luopuminen vaikuttaisi tuloihin. Vertailulaskelma tehtiin siten, että luontokohteiden suojelun lisäksi avohakkuut kiellettiin kokonaan, mutta luontainen uudistaminen ja harvennushakkuut olivat edelleen sallittuja.

Hankkeen tulokset

Teoreettinen osa

Biodiversiteetin huomioon ottamisen vaikutuksia tutkittiin normaalimetsämallilla (Valsta 1999). Havaittiin, että suo-



Kuva 3. Suojelukustannukset suhteessa nettotuottojen nykyarvoon tässä tutkimuksessa ja neljän muun tutkimuksen (Järveläinen ym. 1997, Naeset 1997, Naeset ym. 1997, Svensson 1997) mukaan tarkastelujakson pituuden funktiona. Luvut on suhteutettu 5 %:n suojelupinta-alan mukaiseksi.

jeltavan alueen kokonaispinta-alan lisäksi suojelun kustannuksiin vaikuttivat (1) analyysilaskelmien aikahorisontti, (2) suojeluun sopeutumiseen käytettävissä oleva aika (kuinka pitkän ajan kuluttua osa pinta-alasta jätetään puuntuotannon ulkopuolelle), (3) tilan metsikkörakenne ja (4) tulojen tai hakkuumäärien tasaisuusvaatimukset.

Eri tutkimusten tulokinnan kannalta merkittävä tulos oli (kuva 3), että mikäli suojelun kustannukset määritetään lyhyehkön laskentakauden (10–30 v.) perusteella, niillä on taipumus tulla yliarvioituiksi. Tässä tutkimuksessa suojelu kohdistui hakkuukypsiin metsiin. Voidaan todeta, että silloin 5 %:n suojelupinta-ala johti pitkälläkin aikavälillä nykyarvoltaan lähes kaksinkertaiseen prosentuaaliseen kustannukseen nettotuloista. Kustannukset muuttuivat likimain lineaarisesti suojelupinta-alan suhteen.

Empiirinen osa

Tulosten perusteella monimuotoisuuden huomioon ottamisen taloudelliset vaikutukset näyttäivät jäävän yleensä melko vähäisiksi, vaikka tulojen prosentuaalinen menetys voi olla pienillä tiloilla merkittäväkin. Merkittävien luontokohteiden osuus aineistotilojen metsä- ja kitumaan pinta-alasta vaihteli 1,1–5,6 %:n välillä keskiarvon ollessa 3,5 %. Tulotappiot näyttäivät koko tarkastelujaksolla (80 v.) jäävän alle viiteen prosenttiin, mutta lyhyemmällä tarkastelujaksolla ne saattavat olla tilan metsikkörakenteesta riippuen selvästi suurempiakin. Suojelupinta-alaa merkittävämmäksi tekijäksi osoittautuikin luontokohteilla oleva puuston määrä. Tiloilla, joiden luontokohteet sijaitsivat vähäpuustoisilla soilla tai kitumaan kankailla, jäivät tulotappiot yleensä vähäisiksi. Kun taas tiloilla, joiden suojelukohteet olivat runsaspuustoisia, saattoivat tulotappiot olla lyhyellä

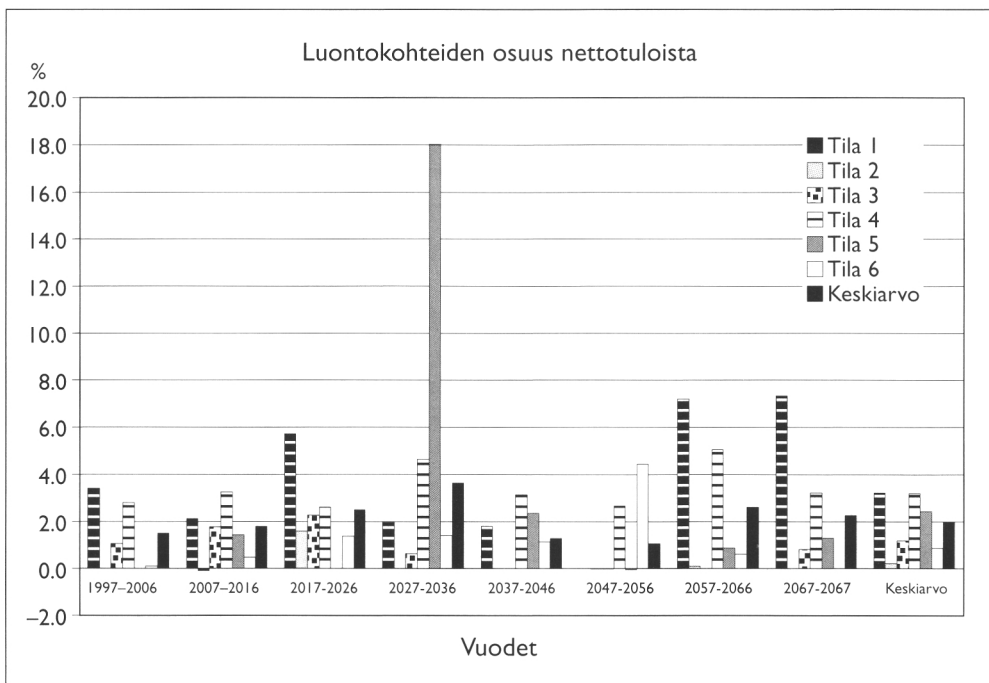
tarkastelujaksolla huomattaviakin.

Merkittävien luontokohteiden takia puuntuotannon ulkopuolelle jäi 0,8–4,2 % tilojen metsä- ja kitumaan puuston tilavuudesta keskiarvon ollessa 2,7 %. Tappiot käyttäen nettotulojen nykyarvossa käytettäessä neljän prosentin laskentakorkoa vaihtelivat koko 80 vuoden jaksolle tiloittain 0,5 ja 3,3 %:n välillä keskiarvon ollessa 2,1 % kun tulojen ja hakkuiden tasaisuusvaatimusta ei asetettu. Jos rajoitteena olivat tasaiset tai nousevat hakkuukertymät ja nettotulot, olivat tappiot 0,5–3,7 % keskiarvon ollessa edelleen 2,1 %. Vähennys hakkuu- kertymässä oli keskimäärin 2,5 %. Käytettäessä kahden prosentin laskentakorkoa vaihtelivat tappiot nettotulojen nykyarvossa 0,5–3,2 %:n välillä tiloittain keskiarvon ollessa 1,9 % koko laskenta- kauden ajalta.

Kyseessä olevassa tutkimuksessa

”suojelupäätös” toteutettiin heti. Siten tiloille ei jäänyt varsinaista sopeutumisai- kaa suojeluun. Havaittiin, että tarkastelu- ajan puitteissa parhaiten sopeutuivat tilat, joiden puuston ikärakenne oli suhteellisen tasainen, samalla kun suojelu kohdistui myös tasaisesti eri ikäluokkiin. Muilla tiloilla tappiot ajoittuivat nimen- omaan suojeltavien kuvioiden puuston ikärakenteen perusteella. Mikäli luonto- kohteet olivat pääosin uudistuskypsiä metsiä, realisoituivat tappiot heti lasken- tajakson alussa, kun taas taimikoita tai nuoria kasvatusmetsiä suojeltaessa reali- soituivat tappiot myöhemmin. Tilojen ja suojeltavien luontokohteiden puustora- kenne olikin luontokohteiden kokonais- pinta-alan ohella merkittävin tekijä tar- kasteltaessa suojelun kustannuksia ja niiden ajoittumista eri tilojen välillä.

Selvitettäessä luontokohteilta tulevia hakkuukertymiä ja tuloja siinä tapauk-



Kuva 4. Luontokohteiden osuus nettotuloista tiloittain eri ajankohtina siinä tapauksessa, että suojelua ei toteutettaisi.

nessa, että suojelua ei toteutettaisi, havaittiin että rajoituslueiden osuus nettotuloista ja kertymistä on melko tarkalleen saman suuruinen kuin kokonaistappiot silloin, kun suojelu toteutetaan. Tämä kertoo siitä, että suhteellisen pienten pinta-alojen (esim. pienet ja keskikokoiset yksityismetsätilat) kyseessä ollessa ei suojelun takia väheneviä hakkuumahdollisuuksia ole yleensä mahdollista korvata vaihtoehtoisilla leimikoilla. Tästä johtuen yksittäisenkin luontokohteen vaikutus tuloihin voi lyhyellä aikavälillä olla hyvinkin merkittävä, vaikka sen vaikutus koko kiertoaikaan suhteutettuna jäisikin vähäiseksi. Toisaalta luontokohteiden suojelusta voi aiheutua myös kustannussäästöjä, koska suojellulle alueelle ei kohdisteta myöskään metsänhoitotoimenpiteitä. Kuvassa 4 on esitetty luontokohteiden osuus nettotuloista siinä tapauksessa, että suojelua ei toteutettaisi, ja on asetettu vaatimus nettotulojen ja hakkuumäärien tasaisuudelle.

Hakkuumäärät jäävät alhaisemmiksi ensisijaisesti luontokohteiden säilyttämisestä johtuvan puuntuotantoon käytettävissä olevan pinta-alan (ja puuston) vähennemisen takia, mutta tämän lisäksi suojelu vaikuttaa useinmiten koko tilan alueelle kokonaissuunnitetta vähentävästi. Näin erityisesti pyrittäessä tasaisiin hakkuukertymiin ja -tuloihin.

Tulotappiot avohakkuista luopumisen yhteydessä vaihtelivat tiloittain metsikkö- ja ikärakenteesta riippuen. Keskimäärin tappiot nettotulojen nykyarvossa olivat 10% luokkaa koko laskentajakson aikana, mutta hakkuumahdollisuudet ja tulot saattoivat vaihdella melkoisesti eri ajankohtina riippuen puuston ikäluokkarakenteesta. Samoin tilakohtaiset erot olivat suuria. Vähennykset hakkuukertymissä olivat tulotappioita suuremmat.

Tulosten tarkastelu

Biodiversiteetin huomioon ottamisen taloudellisia vaikutuksia koskevissa selvitelyissä, jotka perustuvat empiiriseen aineistoon tai tapaustutkimuksiin, ei useinkaan kyetä kiinnittämään huomiota kaikkiin niihin tekijöihin, jotka vaikuttavat biodiversiteetin suojelun kustannuksiin. Näiden muiden tekijöiden vaikutusta on selvitetty tutkimuksen teoreettispainotteisessa osassa, josta saatu tietämys parantaa tapauskohtaisten tutkimusten tulokintaa. Teoreettispainotteisen osan tuloksia hyödynnettiin myös tutkimuksen empiiriseen aineistoon perustuvan osan kysymyksenasettelussa.

Tutkimuksen empiirispainotteinen osa pohjautuu metsäkeskuksista saatuihin uudenmuotoisiin metsätaloussuunnitelmiin, joissa monimuotoisuusarvot on rekisteröity. Nyt aineisto jäi riittämättömäksi, jotta sen tuloksia voitaisiin pitää muuna kuin suuntaa antavina. Tietoa saatiin kuitenkin jonkin verran Solmu-suunniteluaineistojen soveltuvuudesta ja käyttökelpoisuudesta vastaavanlaisiin tai muihin metsäsuunnittelujärjestelmän tietoihin perustuviin tutkimuksiin, vaikka kokemus tietosisällöstä rajoittuikin vain kahteen metsäkeskukseen ja muutamaan tilaan.

Hakkuiden ja tulojen tasaisuusvaatimukset tasasivat yleensä tappioita pidemmälle aikajaksolle, kun taas ilman tulovirtojen tasaisuusvaatimusta koko puuston ja luontokohteiden puustorakenne määräsi pääasiallisesti tappioiden ajankohdan. Lisäksi havaittiin, että yksittäisten metsätilojen tapauksessa suojelun takia puuntuotannon ulkopuolelle jäävät alueet eivät yleensä ole korvattavissa toisilla hakkuukohteilla, kuten voi olla suurten pinta-alojen tai kuviomäärinen ollessa kysymyksessä vaikkapa metsäyhtiöiden tai metsähallituksen tapauk-

nessa. Tämä koskee luultavasti pieniä metsätiloja yleisemminkin. Suurempia, ylin sadan hehtaarin metsätiloja, ei ainestoon sisältynyt.

Tarkasteltaessa mitä kustannuksia metsätiloille aiheutuu monimuotoisuuden huomioon ottamisesta metsänkäsitelyssä ovat hakkuukertymien ja -tulojen muutosten lisäksi merkittävänä tekijänä kustannustekijöiden muutokset. Muuttuneiden metsänhoitomenetelmien kustannusten tarkastelussa hankaluuksia tuottaa nimenomaisesti korjuusta mahdollisesti aiheutuvat lisäkustannukset tai kustannussäästöt sekä niiden kokonaisvaikutusten arviointi.

Suunnittelulaskelmissa on lukuisia epävarmuustekijöitä, ja jotkin tekijät puuttuvat niistä kokonaan. Täsmällisten tulevaisuutta koskevien ennusteiden esittäminen etukäteen onkin mahdollonta, koska tulevaisuuden tapahtumista ei ole varmaa tietoa. Tuloksia tulkittaessa on otettava huomioon tulosten luotettavuuden olevan sitä huonompi, mitä kauemmaksi tulevaisuuteen laskelmia tehdään. Jokaista kymmenvuotiskautta koskevat arviot ovat aina ehdollisia tehdyille oletuksille (esimerkiksi puutavaralajien hinnat ja niiden suhteet) ja aikaisempien kymmenvuotiskausien arvioille (esimerkiksi kasvuennusteet). Tutkimuksen teoreettisen osan tulosten perusteella noin kiertoajan mittainen tarkastelujakso katsottiin silti tässä tutkimuksessa perustelluksi.

Laskelmissa ei voitu ottaa huomioon metsiköiden sijaintia suhteessa toisiinsa (leimikkokeskitykset) ja toisaalta lähikuljetusmatkaa, joka yleensä pitenee etsittäessä korvaavia kohteita suojelluille alueille. Metsäsertifiointikriteerien mukaan uudistushakkuualoille tulisi jättää biologisen monimuotoisuuden kannalta arvokkaiden elinympäristöjen yhteyteen ja muutenkin olosuhteet huomioon otta-

en vähintään viisi runkoa hehtaarille (Metsäsertifiointi Suomessa 2001). Nykyisten kasvumallien soveltuvuus on toisaalta parhaimmillaan laadittaessa ennusteita suurille alueille, joilla sovelletaan tavallisimpia metsänkäsitelymenetelmiä. Esimerkiksi säästöpuiden vaikutusta metsikön kasvuun ei tunneta vielä riittävän hyvin, jotta sen vaikutusta voitaisiin ennustaa. Säästöpuiden vaikutus olisi voitu ottaa huomioon pelkästään tekemällä kertymiin halutunsuuruiset volyymivähennykset, mikä olisi näkynyt edelleen tulovirroissa. Tällainen vähenys tehdään nykyisin esimerkiksi laadittaessa valtakunnan metsien inventointiin perustuvia hakkuumahdollisuusarvioita (Hirvelä 1999). Tämänäyttöinen tarkastelu ei olisi kuitenkaan antanut mahdollisuuksia tarkastella säästöpuiden jättämisen vaikutuksia korjuukustannuksiin tai alueen puuston myöhempään kehitykseen. Säästöpuutarkastelu jätettiin siksi tämän tutkimuksen ulkopuolelle, vaikka sitä laskelmien kokeiluvaiheessa testattiinkin.

Sellaiset luontoarvoiltaan tärkeät kohteet, joista oli vain sanallinen merkintä kuviotiedoissa tai luontokohteen kuvaus oli muuten puutteellinen (vaikutusala, puuston kuvaus tms. puutteet) olisivat vaatineet maastokäynnin. Nyt näiden kohteiden vaikuttavuuden arviointi perustui esimerkiksi kartalta tehtyyn rajaukseen ja alkuperäiseltä rajaamattomalta kuviolta kopioituun puuston kuvaukseen ja on siten enemmän tai vähemmän epävarmaa. Lisäksi tiloilla oli vaihteleva määrä nk. pistemäisiä luontokohteita, kuten kallioita, suppia ja pienvesiä, joita ei eroteltu laskelmissa puuntuotannon ulkopuolelle, mutta jotka tulisi ottaa huomioon korjuun yhteydessä ja jotka lisäävät näin korjuun kustannuksia.

Toisaalta taas suojelun aiheuttamia tappioita esimerkiksi suokuvioilta ja

muilta vaikeapääsyisiltä kohteilta vähentävät osaltaan em. kohteiden korjuun kalliimmat yksikkökustannukset, vaikka tämä ei laskentamenetelmästä johtuen tuloksista ilmenekään. Lisäksi syntyy kustannussäästöjä, kun luonnontilaan jätettävillä kohteilla voidaan luopua metsänhoitotoista.

Kestävän metsätalouden rahoituksesta annetun lain mukaan voidaan erityisen tärkeiden elinympäristöjen säilyttämisestä aiheutuva taloudellinen menetys korvata maanomistajalle "vähäisen menetyksen" ylittävältä osalta valtion varoilla ympäristötukena. Maa- ja metsätalousministeriön antaman määräyksen mukaan omistaja voi saada verovapaata ympäristötukea neljän prosentin haitan ylittävältä osalta. Tässä tutkimuksessa mahdolliset ympäristötuet samoin kuin suojelun hyötyvaikutukset jätettiin kuitenkin tarkastelujen ulkopuolelle.

Kirjallisuus

- Calderon, P. 1994. Vad kostar nyckelbiotoperna? Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för skogsekonomi, Arbetsrapport 191. 61 s.
- Carlén, O. 1994. Kostnader för naturvårdshänsyn inom privatskogbruket. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för skogsekonomi, Arbetsrapport 182. 37 s.
- Hirvelä, H. 1999. Valtakunnan metsien 9. inventointiin perustuvat hakkuumahdollisuusarviot vuosille 1997–2026 Kymen metsäkeskuksen alueella. Metsätieteen aikakauskirja 3B/1999: 587–601.
- Hynynen, J. 1996. Puuston kehityksen ennustaminen MELA-järjestelmässä. Julkaisussa: Hynynen, J. & Ojansuu, R. (toim.). Puuston kehityksen ennustaminen – MELA ja vaihtoehtoja. Tutkimusseminaari Vantaalla 1996. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 612: 21–37.
- Hökkä, H. 1996. Suometsien uudet kasvu- ja pituusmallit. Julkaisussa: Hynynen, J. & Ojansuu, R. (toim.). Puuston kehityksen ennustaminen – MELA ja vaihtoehtoja. Tutkimusseminaari Vantaalla 1996. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 612: 57–68.
- Järveläinen, V.-P., Tikkanen, I. & Torvelainen, J. Metsien monimuotoisuuden turvaamisen taloudelliset vaikutukset. Helsingin yliopisto, Taloustieteen laitos. Julkaisuja 15. 96 s.
- Lappi, J. 1992. JLP: A Linear programming package for management planning. Finnish Forest Research Institute, Research Papers 414. 134 p.
- Leppänen, J., Linden, M., Uusivuori, J., Toropainen, M. & Pajujoja, H. 2000. Metsien suojelun taloudelliset ja sosiaaliset vaikutukset. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 775. 74 s. + liitteet.
- Luonnonläheinen metsänhoito. 1994. Metsänhoitosuosituksien Metsäkeskus Tapion julkaisu 6/1994, 2. painos, Helsinki. 72 s.
- Lämås, T. 1996. Forest management planning for biodiversity and timber production. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Forest Resource Management and Geomatics, Section of Forest Management Planning, Umeå.
- Kansallinen metsäohjelma 2010. 1999. Maa- ja metsätalousministeriö, julkaisuja 2/1999. 38 s.
- Korhonen, K.-M. 1997. Alue-ekologisen suunnittelun vaikutus suojeluohelmiin ja puuntuotantokustannuksiin. Julkaisussa: Joensuu, S., Vanamo, A. & Viirret, T. (toim.). Metsätalouden ympäristöfoorumi 1997. Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio. 82 s.
- Metsien suojelun tarve Etelä-Suomessa ja Pohjanmaalla. 2000. Etelä-Suomen ja Pohjanmaan metsien suojelun tarve -työryhmän mietintö. Suomen ympäristö 437. 284 s.
- Metsätalouden ympäristöohjelma 1994. Maa- ja metsätalousministeriö ja ympäristöministeriö. 30 s.
- Metsätilastollinen vuosikirja 1996. Metsäntutkimuslaitos, Helsingin tutkimuskeskus. 352 s.

- Nuutinen, T., Hirvelä, H., Härkönen, K., Salminen, O. & Siitonen, M. 1996. Ekomet-sätalouden hinta. *Metsätieteen aikakauskirja* 4/1996: 425–428.
- , Hirvelä, H., Härkönen, K., Kilpeläinen, H., Malinen, J., Salminen, O., Siitonen, M., Teuri, M. 1998. MELA vuonna 1998. Julkaisussa: Nuutinen, T. & Mäkelä, P. (toim.). MELA98 ja tietojärjestelmäajennukset. MELA-käyttäjäpäivät 7.5.1998 Helsingissä. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 713: 7–17.
- Naesset, E. 1997. A spatial decision support system for long-term forest management planning by means of linear programming and a geographical information system. *Scandinavian Journal of Forest Research* 12(1): 77–88.
- , Gobakken, T., & Hoen, H.F. 1997. Economic analysis of timber management practices promoting preservation of biological diversity. *Scandinavian Journal of Forest Research* 12(3): 264–272.
- Oksanen-Peltola, L. 1999. Metsäkeskusten aineistot. Julkaisussa: Heikinheimo, M. (toim.). Metsäsuunnittelun tietohuolto. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 741: 18–22.
- Ojansuu, R. 1996. Kangasmaiden kasvupaikan kuvaus MELA-järjestelmässä. Julkaisussa: Hynynen, J. & Ojansuu, R. (toim.). Puuston kehityksen ennustaminen – MELA ja vaihtoehtoja. *Tutkimusseminaari Vantaalla 1996. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 612: 39–56.
- , Hynynen, J. & Luoma, P. 1991. Luonnonprosessit metsälaskelmassa (MELA) – Metsä 2000-versio. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 385. 59 s.
- Siitonen, M., Härkönen, K., Hirvelä, H., Jämsä, J., Kilpeläinen, H., Salminen, O. & Teuri, M. 1996. MELA Handbook 1996 Edition. Finnish Forest Research Institute, Research Papers 622. 452 p.
- , Härkönen, K., Kilpeläinen, H. & Salminen, O. MELA Handbook 1999 Edition. Finnish Forest Research Institute. 492 p.
- Solmu-maastotyöopas. 1996. 2. painos. *Metsätalouden kehittämiskeskus Tapio*. 80 s.
- Svensson, J. 1997. Ekonomiska konsekvenser av certifiering för privatskogsbruket – kvantifiering och analys av två tidiga förslag till kriterier för naturhansynen. SLU, Institutionen för skogsekonomi. Arbetsrapport 243. 41 s.
- Metsäsertifiointi Suomessa. 2001. <http://www.ffcs-finland.org/suo/index.htm>
- Tenhola, T. 1998. Metsälakikohteiden taloudelliset vaikutukset. Tapaustutkimus 31 eteläsuomalaisella metsätilalla. Helsingin yliopisto, metsätalouden liiketieteen pro gradu -työ. 66 s. + liitteet.
- Tokola, T., Soimasuo, J., Turkia, A., Talkkari, A., Store, R. & Uutera, J. 2000. Metsät paikkatietojärjestelmissä. *Silva Carelica* 33. 111 s.
- Valsta, L. 1999. Protection costs in a regulated forest framework. *Käsi kirjoitus*

14 Luonnon monimuotoisuuden suojelu virkistysalueilla kävijöiden näkökulmasta

Paula Horne ja Ville Ovaskainen

Johdanto

Luonnon monimuotoisuuden tutkimus ja suojelupolitiikka tulivat vahvasti esiin viime vuosikymmenen aikana. Luonnon monimuotoisuus käsitteenä ja sen tärkeys elämän ylläpitäjänä ovat nousseet myös kansalaisten tietouteen. Kyselytutkimukset osoittavat kansalaisten pitävän luonnon monimuotoisuutta tärkeänä osana metsäluontoa (mm. Kangas ja Niemeläinen 1995).

Luonnon monimuotoisuuden lisäksi metsiin liittyy monia muita arvoja, joista osa on mahdollista tuottaa samanaikaisesti monimuotoisuuden suojelun kanssa. Jotkut hyödyt ovat kuitenkin keskenään kilpailevia tai jopa toisensa poissulkevia, jolloin joudutaan valitsemaan, mitä hyötyjä halutaan tuottaa milläkin alueella.

Eri hyödykkeiden vaihtosuhteita tutkitaan taloustieteessä. Eri hyötyjen vertaamista edesauttaa, jos ne voidaan yhteismitallistaa. Yleisin käytetty yhteinen mitta on raha, koska se on laajalti vaihdettavissa oleva väline. Sen arvo heijastaa kullekin henkilölle tärkeitä, rahaan vaihdettavia hyödykkeitä. Taloudellisen arvon käsite on siis olennaisesti laajempi kuin pelkästään kaupallinen tai markkina-arvo: taloudellista arvoa on kaikella, minkä saadakseen tai säilyttääkseen ihmiset ovat valmiita maksamaan tai luopumaan jostain muusta. Maksu tai uhraus voi siis tarkoittaa rahan sijasta esimerkiksi aikaa tai muuta hyödykettä, josta joudutaan luopumaan.

Virkistyskäyttöön tarkoitettujen ulkoilualueiden metsäluonnon hoidossa päätavoitteena on viihtyisän ulkoiluympäristön luominen. Viihtyisä ympäristö on kuitenkin monitahoinen käsite ja voi sisältää eri ihmisille eri tekijöitä. Myös mieltymykset eli preferenssit eri tekijöiden suhteen vaihtelevat (Pouta ja Heikkilä 1998). Lisäksi samankin kävijän toiveet ulkoilumetsien hoidosta saattavat olla ristiriitaisia: luonnon monimuotoisuuden vaalimista saatetaan toivoa samalla kun vaaditaan helppokulkuisia ulkoilumaastoja. Tämä ristiriitaisuus on tullut esille muissakin metsien hoitoa koskevissa asennetutkimuksissa (Karpinen ja Hänninen 1998).

Nuoksion järviylängöllä sijaitsevilla Helsingin kaupungin ulkoilualueilla (Karjakaivo, Luukkaa, Pirttimäki, Salmi ja Vaakkoi) tehtiin vuonna 1998 laaja kävijätutkimus, jossa tutkittiin mm. kävijätyytyväisyyttä ja kävijöiden mieltymyksiä maiseman ominaisuuksien suhteen. Kävijät olivat varsin tyytyväisiä näiden alueiden metsien viihtyisyyteen ja maiseman vaihtelevuuteen (Miettinen ja Horne 1999). He pitivät erityisesti vartuneista metsistä, mutta myös vaihtelevuus metsämaisemassa oli tärkeätä (Karjalainen 2000). Tässä esiteltävässä tutkimusosassa tarkasteltiin erityisesti eräiden ulkoilumetsän tekijöiden haluttavuutta ja niiden vaihtosuhteita.

Aineisto ja menetelmät

Kunkin alueen vastaajille esitettiin samanlaiset, kaikkia alueita koskevat kysy-

myslomakkeet. Jotta kaikilla vastaajilla olisi ollut samat perustiedot, haastattelija kertoi vastaajille aluksi ulkoilualueiden hoidosta ja hoitokustannuksista sekä luonnon monimuotoisuudesta ja sen suojelun tärkeydestä. Lisäksi vastaajia muistutettiin alueilla olevista aarnialueista ja läheisen Nuuksion kansallispuiston olemassaolosta. Osa kysymyslomakkeesta oli itsenäisesti täytettävissä, osa vaati haastattelijan ja vastaajan vuorovaikutusta. Vastaajilta kysyttiin varsinaista menetelmää tukevia taustakysymyksiä mm. käyntiuseudesta kullakin alueella, eri tekijöiden tärkeydestä ulkoilualueiden metsänhoidossa sekä maisemamieltyyksistä. Maisemallisia mieltymyksiä selvitettiin kolmella valokuvaparilla, jotka esittivät eri voimakkuudella käsiteltyä mäntymetsää.

Pääasiallisena tutkimusmenetelmänä oli ilmaistujen preferenssien menetelmään kuuluva hypoteettisen valinnan menetelmä (choice experiment method) (esim. Boxall ym. 1996).

Menetelmä soveltuu erityisesti arvottomistilanteeseen, jossa halutaan tarkastella useasta eri ominaisuudesta koostuvaa ympäristöhyötyä. Tässä tutkimuksessa vastaajat joutuivat valitsemaan esitetyistä metsän käsittelyvaihtoehdoista mieleisensä. Kullekin vastaajalle esitettiin kuusi erilaista valintatilannetta. Valintatilanteet koostuivat kolmesta erilaisesta metsänkäsittelylinjaa kuvaavasta vaihtoehdosta. Vaihtoehtoja kuvattiin neljän eri tekijän avulla: luonnon lajirikkauden tasolla, metsänhoidon kustannuksilla, metsämaisemalla sekä lajirikkaudeltaan ja maisemaltaan erilaisten metsien alueellisella sijoittumisella ulkoilualuekokonaisuudessa. Yksi vaihtoehdoista kuvasi nykytilannetta ja oli kaikissa valintatilanteissa samanlainen. Vastaajien tuli valita kussakin valintatilanteessa parhaana pitämänsä vaihtoehto.

Vaihtoehdot esitettiin pelkistettyinä Nuuksion järviylängön karttoina, joissa näkyi viisi Helsingin ulkoilualuetta sekä Nuuksion kansallispuisto. Vaihtoehdon sisältämät alueittaiset maisemat oli merkitty karttaan tunnusvärein, jotka kuvasivat maisemamieltyymysten yhteydessä esiteltyjä valokuvapareja. Lajirikkautta kuvattiin alueen viereen merkityllä indeksiluvulla, joka vaihteli 15:sta 100:aan. Kartan alla esitettiin samat alueittaiset tiedot, vaihtoehdon keskimääräinen lajirikkaustaso ja hoitokustannuksia kuvaava verojen muutos nykytasosta (mk/kotitalous/v). Vastauksia kertyi yhteensä 431. Taustakysymyksiä kuvattiin suorilla jakaumilla. Ominaisuuksien vaihtosuhteiden estimoinnissa käytettiin multinomiaalista logit -mallia.

Tulokset ja niiden tarkastelu

Seuraavassa esitellään lähinnä metsämaisemaan ja luonnon monimuotoisuuteen liittyviä alustavia tuloksia. Taustakysymysten mukaan noin 95 % vastaajista piti luonnon monimuotoisuuden huomioonottamista ulkoilualueiden metsänhoidossa erittäin tai melko tärkeänä. Vielä tätäkin useammat pitivät maisemaa erittäin tai melko tärkeänä tekijänä. Lähes puolet vastaajista piti miellyttävimpänä nykyisen ulkoilualuiden hoidon tuloksena syntynyttä maisemaa. Neljäsosa piti miellyttävimpänä käsittelemätöntä ja vajaa kolmasosa voimakkaasti käsiteltyä metsämaisemaa.

Eri ominaisuuksien vaihtosuhteisiin keskittyneen tutkimusosion tulosten mukaan kunkin ulkoilualueen luonnon lajirikkaus vaikutti valintoihin tilastollisesti merkitsevästi. Olennainen valintakriteeri oli myös se, sisältyikö kyseiseen vaihtoehtoon vastaajan mielestä miellyttävin

maisema sillä ulkoilualueella, jolla häntä haastateltiin. Haastattelualuetta käyte-
tään tässä suosikkialueen kuvaajana. Tu-
loksista on poistettu protestina pidetyt
vastaukset.

Tarkasteltaessa useita alueita saman-
aikaisesti voidaan rakentaa erilaisia ske-
naarioita alueiden käsittelystä. Keski-
määräisen lajirikkauden nostamiseen
riittää se, että joitain alueita hoidetaan
lajirikkautta nykyisestä lisäävästi, vaik-
ka muita alueita käsiteltäisiinkin nykyi-
sellä tavalla. On huomattava, että myös
yhden alueen metsiä voitaisiin hoitaa eri
tavoin, jolloin alueen lajirikkaus lisää-
ntyisi ja maisema olisi vaihteleva. Tutki-
musasetelma ei kuitenkaan anna mah-
dollisuuksia tällaiseen tarkasteluun. Täs-
sä esitellään esimerkkinä skenaario Sal-
men ulkoilualueen metsien käsittelemät-
tä jättämisestä lajirikkauden lisäämisek-
si.

Laskettaessa kyseisen skenaarion ai-
kaansaamien muutosten hyvinvointivai-
kutuksia on otettava huomioon se, että
muutettaessa metsänhoitoa jollain alu-
eella luonnon monimuotoisuutta suosi-
vaan suuntaan myös alueen maisema
muuttuu samalla. Maiseman muuttuessa
alueen kävijöistä muodostui kolme ryh-
mää: osa sai muutoksen ansiosta mielei-
sensä maiseman useimmin vierailemal-
leen alueelle, osa ei kokenut muutosta ja
osa menetti mieleisensä maiseman suo-
sikkialueeltaan. Yli 80 % vastanneista
vieraili useimmin jollain muulla alueella
kuin Salmessa, joten kuvattu käsittely-
muutos ei aiheuttanut heille muutosta
suosikkialueen maisemassa. Suosikki-
maisemansa menetti lähes 10 ja saavutti
6 % vastaajista.

Rahamittaisia hyvinvointivaikutuksia
laskettaessa ”ei muutosta” -ryhmän hy-

vinvointimuutos oli selvästi positiivinen,
koska luonnon lajirikkaus lisääntyi.
Tämä hyvinvointivaikutus oli yhteinen
kaikille ryhmille. Suosikkimaiseman
menetyksestä aiheutuva hyvinvointivai-
kutuksen oli kuitenkin suurempi, joten hy-
vinvoinnin kokonaismuutos oli negatii-
vinen niillä, jotka menettivät suosikki-
maisemansa. Muutos toi luonnollisesti
eniten hyvinvointia niille 6 %:lle vastaa-
jista, jotka sekä hyötyivät maiseman että
lajirikkauden muutoksesta. Kävijöiden
keskimääräinen hyvinvointimuutos las-
kettuna kunkin ryhmän hyvinvointivai-
kutusten ja ryhmien suhteellisen suuruu-
den perusteella oli positiivinen.

Tulokset viittaavat siihen, että luon-
non monimuotoisuuden suojeleluun suh-
taudutaan myönteisesti myös ulkoilualue-
illa. Tutkimus kuitenkin myös osoittaa,
että kansalaisten mielipiteitä kysyttäessä
on syytä varovaisuuteen tulosten tulkin-
nassa. Ihmiset eivät useinkaan miellä ta-
voitteidensa ristiriitaisuutta, jollei se tut-
kimusasetelmassa tule esille. Hoidettaes-
sa metsiä luonnon monimuotoisuutta li-
säävästi vaikutetaan myös maisemaan
tavalla, joka ei kaikkia kävijöitä mielly-
tä. Maisema on selkeästi aistittavissa
oleva ympäristön ominaisuus, jonka
tuottama mielihyvä riippuu kunkin vas-
taajan subjektiivisista mieltymyksistä.
Luonnon monimuotoisuus lajitasolla
taas on vaikeasti havainnoitavissa oleva
ominaisuus, jonka tuottama mielihyvä
perustuu pikemminkin tietoon sen ole-
massaolosta. Niinpä on ymmärrettävää,
että ristiriitatilanteessa kävijä varaisi
miellyttävimmän maiseman tuottavan
metsänkäsittelyn linjan suosikkialueel-
leen ja toivoisi luonnon monimuotoi-
suutta suojeltavan muilla alueilla.

Kirjallisuus

- Boxall, P.C., Adamowicz, W.L., Swait, J., Williams, M., and Louviere, J.J. 1996. A comparison of stated preference methods for environmental valuation. *Ecological Economics* 18: 243–253.
- Kangas, J. & Niemeläinen, P. 1995. Kansalaismielipide Suomen metsistä sekä metsien hoidosta ja käytöstä. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 561. 24 s.
- Karjalainen, E. 2000. Metsänhoitovaihtoehtojen arvostus ulkoilualueilla. Julkaisussa: Saarinen, J. & Raivo, P. J. (toim.). *Metsä, harju ja järvi: näkökulmia suomalaiseen maisematutkimukseen ja -suunnitteluun*. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 776: 123–136.
- Karppinen, H. & Hänninen, H. 1998. Haluavatko suomalaiset metsien käyttöä vai suojelua? Julkaisussa: Hänninen, H. (toim.). *Puuvarojen käyttömahdollisuudet*. Metsäntutkimuslaitos & Metsälehti Kustannus. s. 26–28.
- Miettinen, A. & Horne, P. 1999. Nuuksion ulkoilualueiden kävijätutkimus 1998. Helsingin kaupungin rakennusviraston julkaisuja 1999:2. 39 s.
- Pouta, E. & Heikkilä, M. 1998. Virkistysalueiden suunnittelu ja hoito. *Ympäristöopas* 40. Ympäristöministeriö, alueiden käytön osasto. 151 s.

Vantaa 2001
ISBN 951-40-1787-0
ISSN 0358-4283